Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 1—8.

VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kiefer-Apparates der Selachier.

Cuvier, Rathke, Johannes Müller, Owen, Huxley und Gegenbaur sind die Forscher, auf deren umfassenden, vergleichend-anatomischen Untersuchungen die heutige Vorstellung ruht, dass der Zungenbeinbogen eben so wie der Kieferbogen je einem Visceralbogen entsprächen, dass das obere Stück des ersteren, das jetzt sog. Hyomandibulare aus dem Verbande des Zungenbeinbogens praktisch ausgeschieden und in den des Kieferbogens übergegangen sei, und dass alle Um- und Ausgestaltungen des Mundskelettes der Selachier, Holocephalen, Ganoiden, Teleostier und Amphibien, — weiterhin natürlich auch der drei höheren Wirbelthierclassen — auf dies Schema sich reduciren ließen.

Freilich weichen diese Forscher in der Deutung der Einzelheiten oft weit von einander ab, ja in ihren eigenen, auf einander folgenden Werken verändern sie häufig ihre Vorstellungsweise; und da auch die letzten, auf embryologischen Thatsachen beruhenden Beurtheilungen Parker's und Balfour's nichts weniger als harmonisch ausgefallen sind, und da fast jeder Autor seine eigene Terminologie erfunden hat, so giebt es kaum ein zweites Gebiet in der Morphologie des Wirbelthierskelettes, welches so unzugänglich geworden ist für Denjenigen, der sich ein Bild der Thatsachen und ihrer Verhältnisse verschaffen und die geltenden Doctrinen unabhängig von irgend einer der oben genannten Autoritäten an den Thatsachen selbst prüfen will.

Dieser Stand der Dinge macht es mir zur Pflicht, eine der geläufigsten Darstellungen des Baues des Kiefer-Zungenbein-Apparates der nachfolgenden Untersuchung zu Grunde zu legen, die darin beobachtete Terminologie zu adoptiren und daran die festen Anhaltspunkte zu finden. deren es bedarf, soll die nachfolgende Darstellung vollkommen begriffen werden, sowohl in den Punkten, in denen sie die geltenden Doctrinen bestätigt, als auch in denen, wo sie ihnen entgegenzutreten gezwungen ist.

Ich gebe in den folgenden Zeilen eine kurze Analyse der Gegenbaur'schen Darstellung, wie sie in dieses Forschers eingehendstem Werke, dem schon oft citirten Buch »Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskelettes der Wirbelthiere« enthalten ist, und füge die Modificationen bei, welche derselbe Forscher nachträglich einzuführen für gut befunden hat.

Nach Gegenbaur bildet das Visceralskelett ein System von knorpligen Bogen, die ventral unter einander vereinigt sind und verschiedenartige Differenzirungen in Anpassung an mannigfaltige Verrichtungen erkennen lassen. Drei vordere Bogen schließen sich der Begrenzung der Mundöffnung an, an der einer, der dritte, jederseits in zwei Abschnitte gegliedert, das Übergewicht gewinnt und den Kieferbogen darstellt. Die Ausbildung dieses Bogens lässt die Rückbildung der beiden vor ihm liegenden Bogen erklären, die sich in den Mundwinkeln als Rudimente erhalten und als Lippenknorpel bezeichnet werden. Die hinter dem Kieferbogen folgenden bestehen mehr gleichmäßig als Kiemenbogen fort, doch zeigt sich der erste von ihnen, der Zungenbeinbogen, durch nur theilweise Beziehungen zu Kiemen in Modificationen begriffen, so wie auch der hinterste Kiemenbogen mancherlei Rückbildungen erfahren hat.

Dieser ganze Apparat wird als ein System homodynamer ventraler Bogen betrachtet, welches trotz seiner vielfachen Lagenveränderung ursprünglich zum Cranium gehört und eben so viele Metameren darstellt, als Bogen vorhanden sind.

Es wird ferner von den Visceralbogen, resp. ihrem knorpligen Haupttheil, den inneren Kiemenbogen, angenommen, sie seien, wenn auch nicht vollständig homodynam, so doch homolog(?) mit den unteren Bogen der Wirbelsäule, also mit den Rippen; und wenn auch die Lage dieser letzteren mancherlei Verschiedenes böte, sie auch am Rumpf nicht ventralwärts in Verbindung ständen, so gehe doch aus den Verhältnissen am Schwanz hervor, dass sie ursprünglich in ventraler Verbindung bestanden hätten. Und da die Sonderung der

Rippen von der Wirbelsäule als secundärer Vorgang betrachtet und angenommen wird sie seien ursprünglich Auswüchse der zugehörigen Wirbelkörper, so wird geschlossen, auch die Visceralbogen ständen in gleichen Beziehungen zum Cranium, seien also ursprünglich den im Cranium angenommenen primitiven Wirbelabschnitten entsprossen, erst nachträglich davon abgegliedert.

Im Einzelnen haben sich dann die Visceralbogen bedeutend differenzirt. Mit Ausnahme der vordersten, der Lippenknorpel, besitzen alle Beziehungen zu theils mehr, theils minder erhaltenen Kiemen. Von den kiementragenden Visceralbogen sind die beiden vorderen am meisten different geworden, und von diesen wieder der erste, der Kieferbogen, in eminenter Weise. Weniger aus der Gestaltung seiner Theile, als aus den ihm zugehörigen Resten von Kiemenstrahlen und der Anlagerung einer auch functionell rückgebildeten Kieme — Pseudobranchie des Spritzloches — kann die ursprünglich branchiale Bedeutung des Bogens erschlossen werden. Wenn aber der Kieferbogen aus einem Kiemenbogen entstand, so müssen die ihn in seiner zweiten Function auszeichnenden, mit dieser erworbenen Eigenschaften secundärer Art sein. Die Kieferstücke werden Differenzirungen von Gliedern eines den anderen Bogen primitiv gleichartigen Bogens sein. Dieser Zustand der Indifferenz ist mit einer Anfügung des Bogens an das Cranium verbunden gewesen, da bei den Notidaniden eine solche Verbindung besteht. Mit der Ablösung vom Cranium bildete sich eine neue Articulation aus, die, am Gaumenfortsatz des Palato-Quadratum gelegen, sich als später gebildet documentirt, da der Gaumenfortsatz selbst eine Differenzirung des Oberkieferstückes ist.

Mindere Verschiedenheiten von den Kiemenbogen bieten die niedersten bekannten Zustände des Zungenbeinbogens, der gleichfalls seine Verbindung mit dem Cranium beibehält. Durch die Ausdehnung der Stücke des Kieferbogens nach hinten wird der Zungenbeinbogen ihnen angelagert, und daraus entwickeln sich engere Beziehungen beider Bogen zu einander, so wie Sonderungen des Zungenbeinbogens. Das obere Gliedstück desselben verbindet sich enger mit dem Unterkiefer, woraus allmählich ein Gelenk entsteht. Der vom Cranium abgelöste Kieferbogen wird so mittels des oberen Gliedes des Hyoidbogens am Cranium befestigt. Jenes Glied wird zum Kieferstiel, — Hyomandibulare. Das untere Hyoidstück mit der Copula wird damit vom oberen gesondert, es verbindet sich bei den Rochen mit dem hinteren Rande

des Hyomandibulare (z. B. *Torpedo*), oder löst sich von demselben und tritt in die Reihe der Kiemenbogen. Aus den zwei Gliedern des Hyoidbogens entstehen also bei den Rochen zwei ganz differente Skelettgebilde. Eine Arbeitstheilung äußert sich am Zungenbeinbogen, der die Kiefer trug und zugleich eine Kieme stützte, sie überlässt erstere Leistung ausschließlich dem oberen Glied (Hyomandibulare), die andere Leistung ausschließlich dem unteren, beide zu Umgestaltungen führend.

Die Gliederung der eigentlichen Kiemenbogen ist eine reichere, da oberes und unteres Glied je ein neues Stück von sich gesondert haben. An die Stelle der zwei Glieder von Kiefer- und Hyoidbogen treten vier Glieder an jedem Bogen auf. Nur der letzte besitzt eine geringere Zahl. Das einzige ventrale Glied empfängt bei vielen Haien Verbindungen mit dem Herzbeutel und erreicht mit seinem hinteren Ende den Schultergürtel.

Unpaare Verbindungsstücke (Copulae) kommen nur dem Hyoidbogen und den Kiemenbogen zu. Das erstere ist bei den Haien constant, erscheint bei den Rochen schwächer oder verschwindet gänzlich (*Torpedo*). Von den Copulae der Kiemenbogen gewinnt die hinterste allmählich die Gestalt einer breiten Platte, die vorderen erleiden bei den Haien bedeutende Reductionen, sind bei manchen gänzlich geschwunden, so dass die letzte Copula die Copularglieder der meisten Kiemenbogen aufnimmt und außerdem das ventrale Glied des letzten Bogens trägt.

Die kiementragenden Visceralbogen sind durch den Besitz von knorpligen Strahlen ausgezeichnet. Sie finden sich rudimentär als Spritzlochknorpel am Kieferbogen, in Beziehung zum oberen Stück, dem Palato-Quadratum. Dass auch auf das untere Stück dieses Bogens die Kieme sich fortsetzte, lehren Radienrudimente, die, wenn auch selten, dem hinteren Rande des Unterkiefers angefügt sind. Die Radien der Spritzlochkieme bestehen bei einigen Haien in mehrfacher Anzahl, bei den meisten ist nur einer vorhanden, der dann in eine breite Platte umgewandelt ist. Dieselbe gewinnt bei den Rochen an Ausdehnung. Die Beziehungen zum Palato-Quadratum treten in den Hintergrund, und der Spritzlochknorpel kann sogar mit dem Hyomandibulare sich verbinden.

Die Radien des Zungenbeinbogens sind bei den Haien differenzirter als die der Kiemenbogen und bilden häufig Platten. Bei den Rochen sind die Radien am Hyomandibulare des Hyoidbogens geschwunden, da das untere Bogenstück an dem sonst radientragenden Rande emporgerückt ist.

Dies ist das »Ergebnis der vergleichenden Untersuchung des Visceralskelettes«, wie es GEGENBAUR darstellt, und wie ich es zum bei Weitem größten Theile mit den eigenen Worten des Autors hier wiederholt habe. —

Ich gehe nun dazu über, die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen mitzutheilen, wie sie an den Embryonen von *Pristiurus*, *Scyllium*, *Mustelus*, *Centrina*, *Torpedo* und *Raja* gewonnen wurden.

Von vorn herein macht sich im Zungenbeinbogen ein Unterschied gegenüber den folgenden eigentlichen Kiemenbogen bemerkbar: er ist umfangreicher als jene. Dies ist ziemlich auffallend, da im Allgemeinen das Zungenbein nicht stärker ist, als die inneren Kiemenbogen der folgenden Visceralbogen. Ferner wird ein bedeutender Unterschied in seiner anfänglichen Anlage und späteren Ausbildung dadurch hervorgerufen, dass die vor ihm liegende Kiemenspalte, das Spritzloch, in ihrer Ausdehnung beschränkt ist, und nur im Embryo einen entodermalen ventralen Abschnitt aufweist. Beide Umstände und andere, die wir später kennen und begreifen lernen werden, bringen von vorn herein Unterschiede gegenüber den eigentlichen Kiemenbogen, deren Entwicklung bereits früher dargestellt ward, hervor.

1. Entstehung und Differenzirung der Gefäſse des Hyoidbogens.

Aus der vordersten Theilung des gemeinsamen Conus arteriosus, dicht vor dem Ursprung der Arterie des ersten wahren Kiemenbogens, entspringt auch die Arterie des Zungenbeinbogens (Taf. 1 Fig. 1*a*, Taf. 4 Fig. 8). In der Theilungsstelle, etwas oberhalb derselben, liegt das Ende der unpaaren Schilddrüsenanlage, und neben dieser aus der vorderen Wand des Hyoidarterienbogens entspringt jederseits ein viel kleineres Gefäß, die Schilddrüsenarterie (*Art. thyr. mand.* Taf. 1 Fig. 1, Taf. 2 Fig. 3, 3*a* etc.). Beide werde ich neben einander beschreiben.

Der Verlauf der Hyoidarterie bietet wenig Bemerkenswerthes dar, worin er sich von dem der Kiemenbogenarterien unterschiede. Sie geht wie diese näher dem Hinterrande des Bogens auf seiner ventralen Partie, biegt dann auf der Höhe oder noch etwas unterhalb des Kieferwinkels nach oben um, verliert allmählich an Volum und verläuft auf der Höhe der Jugularvenen im Gewebe des von ihr versorgten Visceralbogens.

Von den Arterien der Kiemenbogen abweichend versorgt sie nur eine Reihe Kiemenblättchen mit Zweigen, die hintere, diese aber bis zu

derselben Höhe hinauf, wie es die Kiemenbogenarterien thun, — findet sich doch auch in dem oberen Winkel des Hyoidbogens und ersten Kiemenbogens an der Commissur der Epithelialwandung der Kiemenspalte eine beträchtliche Epithelwucherung der Thymus, — nach meiner früher motivirten Meinung eine Andeutung, dass hier Kiemenblättchen gebildet werden sollten.

Der Einseitigkeit der Arterie entspricht auch die Einseitigkeit der Vene. Der Hyoidbogen besitzt nur eine eigentliche Kiemenvene, die hintere, welche das Blut sammelt, das in den Kiemenblättchen der hinteren Seite arteriell geworden ist. Dieselbe liegt, wie in den anderen Kiemenbogen, hinter der Arterie, näher dem Hinterrande des Bogens zu. Sie verläuft dort in durchaus normaler Weise, unterscheidet sich aber dadurch von den hinteren Venen der anderen Kiemenbogen, dass sie nach dem Rücken zu ihr Volum nicht verringert, sondern unverändert beibehält. Ihren definitiven Verlauf werden wir etwas weiter unten kennen lernen.

An derselben Stelle, an welcher die Venen der übrigen Visceralbogen die beiden Commissuren zwischen vorderer und hinterer Kiemenvene besitzen, stellt sich auch am Hyoidbogen eine ähnliche Bildung her. Aber da eine vordere Kiemenblättchenreihe nicht existirt und dem entsprechend auch eine eigentliche vordere Kiemenvene fehlt, so kann die Bildung der Venencommissuren nicht genau den Verlauf der anderen Kiemenvenen-Commissuren nehmen. Dem entsprechend besitzt der Hyoidbogen nur eine Quercommissur, und diese eine ergießt ihr Blut in die Arterie des Spritzloches (Fig. 1 *a*, 2, 3 etc. *Comm.*).

Dies Factum ist von bedeutender Tragweite und darum werth, in all seinen Einzelheiten genau verfolgt und festgestellt zu werden.

Ich erwähnte am Anfang dieses Capitels, dass gleichzeitig mit der Hyoidarterie eine kleinere Arterie für die Thyreoidea aus dem Conus arteriosus sich abzweigt. Den Verlauf dieser kleinen Arterie will ich nun verfolgen.

Die Glandula thyreoidea liegt mit ihrem Hauptstück zwischen dem M. coraco-mandibularis, als ventraler Grenze, den Hyoidarterien-Ursprüngen, als seitlichen Grenzen, und bedeckt vom Bindegewebe der unteren Pharynxwand (Fig. 1 *a*, 3, 8 *thyr.*). Allerhand Blutgefäße von hier nicht näher zu bestimmendem Charakter umgeben sie. Constant erweisen sich aber die Ursprünge der bereits erwähnten Arterien, deren Durchmesser etwa den fünften Theil des Durchmessers der Hyoidarterie besitzt. Ich werde diese Arterie die Art. thyreoidea nennen,

wo sie bisher erwähnt ward, hieß sie A. mandibularis. Von ihrem Ursprung aus der vorderen Wand der Art. hyoidea richtet sie sich ein Weniges nach unten, schließt sich dem Körper der Gl. thyreoidea dichter an, verlässt ihn aber vor der Verbindung desselben mit der unteren Schlundwand, um in einem vor der Hyoidarterie gelegenen Bogen beiderseits nach außen und oben zu verlaufen. Auf diesem Verlaufe wird sie von der Hyoidarterie durch einen Theil der entsprechenden Hyoidmusculatur geschieden.

Nicht weit von ihrem Ursprunge begegnet sie allerhand Bluträumen, mit denen sie, wie es scheint, gemeinsame Sache macht, d. h. die Blutmassen, die immerhin nicht allzu beträchtlich sind, verlaufen mit der Arteria thyreoidea im weiteren Verfolg gemeinsam, und es wird aus ihnen zusammen ein beträchtlicheres Gefäß, welches neben und vor einem Nerven verläuft, einem Ast des Facialis.

Das ganze Gefäß, — das wir schwerlich mehr als Art. thyreoidea allein bezeichnen können, im Hinblick auf den beträchtlichen Umfang, den es jetzt gewonnen hat, — steigt nun hinter dem Unterkieferknorpel, der sich aus dem Mesodermblastem zu differenziren angefangen hat, nach oben, d. h. dem Rücken zu, auf und ergießt sich zusammen mit der bereits erwähnten Quercommissur des Hyoidbogens in die Arterie des Spritzloches.

Die Spritzlocharterie empfängt also das Blut zweier Arterienbogen: des Hyoidbogens durch Vermittlung der hinteren Vene und ihrer Quercommissur dieses Bogens, und der Art. thyreoidea + dem Blut, das sich diesem Gefäße auf seinem Verlauf anschloss (Fig. 2*a*, 2*b*).

Die Erklärung und Bedeutung dieser merkwürdigen Gefäßverbindungen werde ich an anderer Stelle versuchen. Jetzt gehe ich dazu über, den Verlauf der hinteren Hyoidvene weiter darzustellen.

Nach Verlust der Hauptmasse ihres Blutes wendet sich die hintere Hyoidvene dorsalwärts, immer in der Nähe der sich stets verringernden Hyoidarterie und der von dieser gespeisten Kiemenblättchen.

Wenn beide aber gleichzeitig ein Ende nehmen, biegt die Vene nach innen um und verläuft am Hinterrande des Hyoidbogens, als wollte sie, wie alle dorsalen hinteren Kiemenbogenvenen, sich in den dorsalen Stamm der vorderen Kiemenbogenvene des nächstfolgenden Bogens ergießen und mit ihm zusammen eine Aortenwurzel bilden. Das thut aber die Hyoidvene nicht. Vielmehr senkt sie sich etwas nach unten, geht aber zugleich nach vorn, als wollte sie sich mit einer vorderen Vene ihres eigenen Bogens verbinden; diese vordere Vene existirt aber nicht. So setzt die hintere Hyoidvene ihren Verlauf nach vorn unbeirrt

fort, erweitert sich aber an der dorsal höchstgelegenen Stelle, empfängt hier einen kleinen Zustrom aus Blutmassen des Spritzlochbogens und theilt sich nun in zwei Äste, von denen der eine nach hinten längs der Chorda dorsalis verläuft und in die Aortenbogen sich ergießt, der andere aber nach vorn und innen, so wie etwas unten sich richtet, gegen die Hypophysiseinstülpung zu verläuft, dort mit dem gleichen Ast der anderen Seite verschmilzt, worauf beide eine kleine Strecke zusammen am Boden der Hypophysis entlang gehen, um dann nach beiden Seiten, aber dicht der seitlichen Verbreiterung der Hypophysis angelagert, wieder nach außen zu gehen und mit einem kräftigen Gefäß, welches vom Spritzloch kommt, zu verschmelzen (Fig. 1*b*, 3*a*, 3*b*, *car. post.*).

Es ist nicht schwer, diese Gefäße in der Anordnung der definitiven Gefäße des Haifischkopfes wieder zu erkennen.

Der hintere Ast ist der erste Aortenbogen der Haifische; der vordere dagegen wird zur Carotis posterior (vgl. Joh. Müller, Myxinoiden III. Gefäßsystem p. 236). Ihre kurze Verbindungsstrecke lagert sich in das Innere eines Knorpelcanals an der Basis Cranii, und ihre vordere Verbindung mit dem Gefäß der Spritzlochkieme ist die von Joh. Müller (l. c.) beschriebene, in der Schädelhöhle vor sich gehende Verbindung der Carotis posterior mit der Carotis interna anterior, welche letztere eben jenes Gefäß aus der Spritzlochvene ist, welches ich eben erwähnte (Fig. 1*b*, 3*b*, 3*a*, *car. int. ant.*).

Ich sollte nun eigentlich erörtern, wie diese sonderbaren Gefäßbeziehungen zu Stande gekommen sind. Das will ich aber verschieben, bis ich sowohl die Musculatur, als auch die Knorpelbildungen des Hyoidbogens dargestellt und erörtert haben werde: man wird danach sehen, dass ich neue Elemente für die Beurtheilung gewinne.

2. Entstehung und Differenzirung der Musculatur des Hyoidbogens.

Die Darstellung des Ursprungs und der Differenzirung der Muskeln des Hyoidbogens nöthigt mich, etwas weiter auszuholen und einige Worte über die sogenannten Kopfhöhlen der Selachier zu sagen, aus denen bekanntlich nach Balfour's epochemachender Entdeckung die Muskeln der Visceralbogen und der Augen hervorgehen.

Der letzte Autor, welcher über diese merkwürdigen Bildungen geschrieben hat, ist Dr. Van Wijhe (Über die Mesodermsegmente u. die Entwickl. der Nerven des Selachierkopfes, Amsterdam 1882). Er hat die von Balfour begonnene und von Milnes Marshall weiter ausgeführte Untersuchung des Verhaltens der Kopfhöhlen fortgesetzt und mit

einer wichtigen Unterscheidung versehen. VAN WIJHE setzt nämlich aus einander, dass die Kopfhöhlen, wie sie eine Fortsetzung der gesammten ursprünglichen Leibeshöhle seien, so auch eine horizontale Scheidung in einen dorsalen, den Urwirbeln (Myotomen) des Körpers und einen ventralen, der eigentlichen späteren Peritonealhöhle homodynamen Abschnitt besäßen. Die Grenze beider Abschnitte würde also in der Fortsetzung der seitlichen Linie liegen, welche beiderseits des Körpers durch die Abspaltung der Urwirbel, d. h. derjenigen Theile, aus welchen später vor Allem die gesammte Körpermusculatur hervorgeht, von der eigentlichen Leibeshöhle hervorgebracht wird. Die Urwirbel sind bekanntlich der dorsale, segmentirte Theil der allgemeinen Leibeshöhlen-Wandung: VAN WIJHE nimmt also an, dass der Zerfall der homodynamen Partie der Kopfhöhle in einzelne Abschnitte eine weitere dorsale Urwirbelbildung sei, während die Trennung des ventralen Abschnittes der Kopfhöhle durch die Ausstülpung der Kiemenspalten ein Homodynamon am Körper nicht habe, wo parietales und viscerales Blatt der Leibeshöhle in toto verbleibe, nicht in diejenigen Abschnitte zergliedert werde, aus denen in den einzelnen Visceralbogen die Muskeln hervorgehen.

Diese Auffassung ist in vieler Hinsicht eine glückliche Fortbildung der Theorie der Kopfhöhlen zu nennen. Wenn ich sie trotzdem nicht voll und ganz acceptire, so liegt das an Gründen, die in einer späteren Studie zu Tage treten werden.

An dieser Stelle habe ich mich aber nur mit den vordersten Kopfhöhlen, speciell mit der mandibularen und Hyoidhöhle zu beschäftigen.

VAN WIJHE sowohl, wie auch MARSHALL und BALFOUR selbst halten sich für berechtigt anzunehmen, dass vor jeder Kiemenspalte auch nur eine ventrale Verlängerung der Kopfhöhlen sich bilde. VAN WIJHE ist zwar der Meinung, man dürfe im Hyoidbogen zwei derlei Segmente annehmen, stützt aber in der citirten Arbeit diese Meinung auf die Lagerung der Kiementaschen unter den dorsalen Myotomen (l. c. p. 12), welche seiner Meinung nach von Anfang an »unter der hinteren Hälfte eines jeden Somiten (resp. Myotomes) des Kopfes« gelegen hätten, während »unter dem zugehörigen vorderen Theile eine Visceralbogenhöhle sich bildete«. Schwierigkeiten bieten nur die vorderen Gebilde. Der Autor sagt: »*Die erste Kiementasche liegt im Stadium J nur mit ihrem vorderen Theile unter dem hinteren Theile des zweiten Somites; vor ihr befindet sich die Kieferhöhle; sie scheint ungezwungen in das Schema zu passen, nur muss man annehmen, dass sie ein wenig nach*

hinten gerückt ist, da sie großentheils unter dem dritten Somite liegt. Letzteres ist ohne zugehörige Kiementasche; um auch für dies Somit das Schema gelten zu lassen, muss man annehmen, dass eine ursprünglich (phylogenetisch) unter seinem hinteren Theile liegende Kiementasche abortirt ist, und dass dem zufolge die Hyoidhöhle zwei Visceralbogenhöhlen repräsentirt; dass also der Hyoidbogen potenziell aus zwei Visceralbogen besteht. Hierdurch erklärt sich zugleich, warum die erste Kiementasche etwas nach hinten rücken konnte; durch den Abortus der folgenden wurde ihr der Raum dazu verschafft.

Es bleibt uns nur noch die Frage zu beantworten, ob auch unter dem hinteren Theil des ersten Somites eine Kiementasche angenommen werden kann. Es scheint mir, dass der Mund als der Repräsentant eines an jener Stelle befindlichen Kiementaschenpaares anzusehen ist.«

So sehr ich mit dieser Zustimmung zu dem Fundamentalargument meines ganzen Umwälzungs-Versuches der bisher geltenden Wirbelthiermorphologie zufrieden sein kann, so bin ich doch nicht geneigt, mir die obige Beweisführung anzueignen. Lasse ich auch zunächst die Frage des Mundes ganz aus dem Spiel, so kann ich doch in der Verschiebung der Kiementaschen, resp. der Visceralbogen unter den vermeintlich zu ihnen gehörenden Myotomen kein Argument dafür erblicken, dass im Hyoidbogen von Hause aus zwei Kopfhöhlen stecken und eine Kiemenspalte obliterirt sei. Sonderbarerweise bin ich zwar auch in der Sache selbst mit dem holländischen Forscher einverstanden, aber einmal ist die angeblich obliterirte Kiementasche noch vorhanden, nur dislocirt, und anderntheils würde die Anerkennung des obigen Raisonnements zu Conclusionen führen, gegen die mannigfache Bedenken obwalten.

Die oben genannten drei Forscher stellen sich nämlich die Bildung der Kopfhöhlen in ihren Einzelheiten und in ihren Lagebeziehungen zu constant vor und glauben die Umstände bereits zu kennen, welche als Motive für die Varianten anzusehen seien; desshalb sind sie der Meinung, aus den Verhältnissen der Kopfhöhlen und den sie begleitenden Nervenursprüngen resp. Nervenvertheilungen mit Sicherheit die Vexata Quaestio der Kopfsegmente lösen zu können. Aber diese Frage ist von so umfassender Art und bietet so viele Schwierigkeiten der außerordentlichsten Natur, dass sie sich nicht durch dies oder jenes Organsystem allein bezwingen lässt. Es ist eine interessante historische Entwicklung dieser Frage zu verfolgen: Ursprünglich war es der knöcherne Schädel selbst, an dem die Antwort gesucht ward; dann wurden die knorpligen Visceralbogen in Anspruch genommen; darauf die Nerven-

ursprünge; jetzt sollen die Kopfhöhlen das Zauberwort hergeben, mittels dessen das Räthsel zur Lösung gebracht werden könnte. Aber all diese Dinge bestehen nicht absolut; sie werden beeinflusst von allen übrigen Theilen des Kopfes, ja von allen Theilen des ganzen Körpers, und nur bei einer erschöpfenden, allseitigen Behandlung des ganzen Wirbelthierleibes wird auch die Frage nach der Zahl und der Natur der in den Kopf aufgegangenen gleichartigen Metameren, wenn überhaupt, ihre Erledigung finden.

Die Formation der Kopfhöhlen ist Schwankungen unterworfen; mitunter verhalten sie sich sogar auf den beiden Seiten desselben Embryo verschieden. Auf der einen Seite eines mir vorliegenden Embryo zeigt Kopfhöhle 1 eine Quertheilung von vorn nach hinten; das dadurch hervorgebrachte ventrale (so soll es einmal heißen) Stück zeigt zwei nach vorn und unten gerichtete geschwungene Höhlen, das dorsale Stück dagegen bleibt rund und vertieft sich nach innen gegen die Hypophysiseinstülpung zu, wo es mit dem der anderen Seite zusammentritt; dies anderseitige aber führt nicht in ein dorsales Stück, sondern in die ganze ungetheilte Kopfhöhle, deren untere Wand dieselben zwei geschwungenen Höhlen gegen die Unterseite des Kopfes richtet.

An einem anderen *Pristiurus*-Embryo sehe ich einen sackartigen Fortsatz dieser selben Kopfhöhle in den Mandibularbogen hineinragen und eine Strecke darin verlaufen, neben dem großen Schlauch der zweiten Kopfhöhle. Dieser Schlauch erscheint noch dazu durch eine Querzellreihe von dem Hohlraum der Kopfhöhle 1 abgegrenzt.

Bei einem dritten *Pristiurus* ist dieser Schlauch noch bedeutend weiter in den Mandibularbogen einragend.

An der zweiten Kopfhöhle ist bei einem Embryo eine Trennung in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt scharf durchgeführt; ob das nur die Einleitung der Obliteration seiner Höhle oder eine Variante ist, weiß ich nicht zu sagen. Ihre ventrale in den sog. Kieferbogen dringende Verlängerung unterscheidet sich von allen anderen Kopfhöhlenschläuchen durch ihre viel voluminösere Natur und durch den Umstand, dass sie eigentlich aus zwei partiell mit einander verschmolzenen Schläuchen besteht, einem hinteren, äußeren und einem vorderen inneren. Ein Facialisast geht der Länge nach über diesen Doppelschlauch hinweg, gerade da, wo etwa ihre Verschmelzungslinie liegen mag. Der hintere Schlauch grenzt unmittelbar an die Spritzlocharterie.

Bei einem anderen Embryo liegt der hintere Theil mehr nach innen, und ist zudem noch in zwei deutliche secundäre Säckchen ausgestülpt. Bei demselben Embryo sind die sog. dorsalen Partien, also Van Wijhe's

Myotome, alle höher als lang, bei anderen umgedreht sind sie länger als hoch. Kurz es erscheint mir bedenklich auf diese Verhältnisse mehr als ganz im Allgemeinen Gewicht legen zu wollen. Es entgeht uns einstweilen noch zu sehr die Beurtheilung der Gründe, welche zu dieser oder jener Umformung geführt haben mag, wir brauchen noch ein sehr viel größeres Beobachtungsmaterial an den verschiedenen Species der Selachier, ehe wir einen klaren Einblick gewinnen können, und physiologische Betrachtungen über die Bildungen so junger Embryonen haben überhaupt etwas Missliches.

Ich sehe also von diesen frühen Stadien ab, wenn ich mich jetzt zu der Beschreibung der Musculatur des Hyoidbogens wende, und beginne vielmehr bei einem bereits vorgeschritteneren Stadium,— in der Hoffnung, dass es mir gelingen werde durch geordnete Vergleichung mit den bereits geschilderten Zuständen der Kiemenbogen und in gelegentlichem Seitenblick auf den mit dem Hyoidbogen untrennbar verknüpften Kieferbogen Verhältnisse ins Klare zu setzen, die zum großen Nachtheil des allgemeinen Verständnisses des gesammten Kieferapparates seit langen Jahren einer irrigen Deutung unterlegen haben.

Eine der charakteristischsten Verschiedenheiten der Musculatur des Hyoidbogens gegenüber denen der Kiemenbogen ist die Abwesenheit des proximalen Stückes, aus welchem bei diesen letzteren der Adductor hervorging. Zur gleichen Periode, wenn bei den Kiemenbogen durch die Ausbildung der Venen-Quercommissuren die Unterbrechung der mittleren Muskelportion angebahnt wird, legt sich auch beim Hyoidbogen diese Commissur, — aber nur eine — an; statt indess den Zusammenhang der Muskeln nur zu unterbrechen, hemmt sie völlig die Ausbildung des proximalen Stückes, und ein Adductor wird zufolge dessen nicht gebildet (vgl. Studie IV. Taf. 5 Fig. 4, 6 — 11 *Hy*).

Wie aber der Adductor fehlt, so fehlen auch die Musculi interarcuales, — statt dieser die Beweglichkeit des Bogens regulirenden Bildungen findet man vielmehr eine complicirte Vorrichtung von Ligamenten zur Feststellung des oberen Abschnittes, des sog. Hyomandibulare. Davon wird nachher die Rede sein.

Unvermindert sind aber die ventralen Theile der Musculatur vorhanden, — wie denn überhaupt dieser Bogen ventralwärts von der Venencommissur sich durchaus verhält wie die übrigen Kiemenbogen.

Die distalen Portionen der Hyoidmusculatur sind reich entfaltet. Dorsalwärts umgreifen sie die obere Commissur der ersten Kiemenspalte, schnüren von ihr einen beträchtlichen Thymus-Abschnitt ab und verschmelzen mit dem gleichliegenden Theil der Musculatur des ersten

eigentlichen Kiemenbogens. Eben so ist ventralwärts der M. constrictor superficialis vortrefflich ausgebildet (Fig. 2 *a* u. *b*, Fig. 6 *a*—*d*), verschmilzt aber an seiner distalen Portion bald mit der gleichnamigen Portion eines Muskelschlauches, welcher vom Kieferbogen kommt und begiebt sich mit diesem zusammen an die Unterseite, wo er mit den Fasern des Coraco-hyoideus und Coraco-mandibularis in der Weise der übrigen M. coraco-branchiales verschmilzt.

Die Unterschiede der Hyoid- und Kiemenbogen-Musculatur betreffen also nur die dorsale und die proximale Portion.

Vergleichen wir nun diese Verhältnisse mit den entsprechenden Skelettverhältnissen.

3. Differenzirung der knorpligen Theile des Hyoidbogens bei den Haien.

Die Knorpelanlage geht im Hyoidbogen gleichzeitig mit der der anderen Kiemenbogen vor sich. Der Entstehungsort ist wiederum bestimmt durch die Venen-Quercommissur, die sich aber, wie oben dargestellt, etwas verschieden von derjenigen der Kiemenbogen verhält. Diese Commissur darf aber wiederum als der Punkt angesehen werden, welcher die eigentliche Mitte des Hyoidknorpels anzeigt, — eben so wie er bei den übrigen knorpligen Kiemenbogen an der Articulationsstelle der beiden Mittelstücke gelegen ist, den eigentlichen Scheitelpunkt des ganzen Bogens bildend (Fig. 5).

Da die Bildung des M. adductor unterbleibt, so fällt natürlich auch die merkwürdige Umwachsung dieses Muskels durch Knorpel weg, welche bei den übrigen Kiemenbogen die vertieften Ansatzstellen, die sog. Ansatzaushöhlungen, zu Stande brachte. Dadurch wird der Knorpel des Hyoidbogens solider und — wie man vielleicht argumentiren möchte — für seine Beziehungen zum mächtigen Kieferbogen geeigneter. Damit hat es indessen wohl eine andere Bewandtnis.

Es ist freilich unzweifelhaft, dass das dorsalwärts von der Venen-Quercommissur gelegene Knorpelstück beträchtlich voluminöser ist, als die oberen Mittelstücke der anderen Kiemenbogen. Es ist ferner sicher, dass ein eigentliches Basale des Hyoidbogens nicht gebildet wird, sondern dass dies eine compacte Dorsalstück des Hyoidbogens sich direct an die ihm zukommende Gelenkpfanne am Cranium anfügt. Über das Zustandekommen dieser Gelenkpfanne, so wie über die wahre Bedeutung der sie bildenden Knorpel, werde ich erst viel später mich aussprechen, eben so auch über die sehr reiche Ausstattung des Hyomandibulare mit Ligamenten.

Seinen Charakter als oberes Mittelstück des Hyoidbogens giebt aber das Hyomandibulare der Haie — und von diesen allein spreche ich hier, die Verhältnisse der Rochen werden gleich nachher zur Sprache kommen — weiterhin dadurch zu erkennen, dass es eine Anzahl von Knorpelstrahlen trägt, welche sich natürlich auch am ventralen Stück finden. Da freilich auch ein dorsaler Strahl vorhanden ist, welcher als homodynam mit den sog. äußeren Kiemenbogen sich zu erkennen giebt, — wie er denn zwischen Thymusabschnitt und eigentlichem Kiemensack hindurch unter die äußeren Fasern des M. constrictor superficialis sich begiebt — so beweist dies, 'das Hyomandibulare enthalte auch das Basale des Hyoidbogens, dem jener dorsale Knorpelstrahl angehört. Die Knorpelstrahlen sind übrigens auf der ganzen Länge des Hyomandibulare mit besonderer Deutlichkeit dem äußersten Hinterrande desselben angefügt, während die mediale Portion der Hyoidmusculatur je weiter zu dem Verbindungspunkt des Hyomandibulare mit dem Kieferapparat zu, um so lockerer mit demselben verbunden erscheint, und sich erst wieder dem Hyoidknorpel nähert, wo er, unterhalb der Articulation mit dem Kieferapparat das ventrale Stück bildet, immer aber mit einer fibrösen Membran in Zusammenhang bleibt, welche sowohl zwischen Unterkiefer und Zungenbein, wie zwischen letzterem und dem Kiefergelenk ausgespannt erscheint.

Vom Hyomandibulare ist nun bekannt, dass es in Gelenkbeziehungen zum Kieferapparat tritt. Die Auffassungen Gegenbaur's habe ich oben im Auszuge gegeben. Prüfen wir nun am embryologischen Befunde, wie es sich damit verhält, und wie diese Beziehung zu Stande kommt. Dazu aber ist es erforderlich, die Bildung der Kiefer selbst darzustellen, was ich jetzt thun will, ohne erst die entsprechende Musculatur in ihrer Entstehung und Differenzirung aufgedeckt zu haben, — das wird diesmal besser nach der Darstellung der Knorpelbildung geschehen.

4. Differenzirung der knorpligen Theile der Kiefer bei den Haien.

Auch hier halte ich mich zunächst an die Haifische.

Auf derselben Höhe, wie die Verbindung der hinteren ventralen Hyoidvene mit der Spritzlocharterie zu Stande kommt, wo also auch die erste Anlage des Hyoidknorpels sich findet, beginnt auch die Anlage der Kieferknorpel. Der Unterschied dieser Anlage von denen der übrigen knorpligen Kiemenbogen macht sich in dem Umstande geltend. dass die Kieferknorpel von Hause aus mit doppeltem Knorpelkern entstehen, von denen der eine zum Unterkiefer, der vordere aber zum

Oberkiefer oder, wie die Terminologie geht, zum Palato-Quadratum wird. Beide liegen aber so nahe zusammen, dass man geneigt sein möchte, sie als die frühzeitige Trennung eines und desselben Knorpels zu nehmen. Die Richtung, in der diese Knorpel sich weiter entwickeln, ist nun wesentlich von all den bisher beschriebenen Visceralknorpeln verschieden. Während der Unterkiefer nach unten und hinten wächst, entwickelt sich der Oberkiefer nach vorn, aber nicht nach oben. Frühzeitig also macht sich schon die Lagenveränderung geltend, welche aus einem vordersten Visceralbogen die so abweichend gestalteten und gerichteten Kieferknorpel, der allgemeinen Annahme zufolge, hat hervorgehen lassen. Das Wachsthum beider Knorpel ist gleich von Anfang an ein sehr starkes, und wird nur von dem des Hyomandibulare, wenn nicht übertroffen, so doch erreicht. Alle übrigen Kiemenbogen sind schlanker.

Eine Gliederung der Knorpel in Mittelstück und Basale resp. Copulare findet nicht statt: die Hauptgliederung ist eben die gleich von Anfang an auftretende in zwei Stücke, Ober- und Unterkiefer, — falls diese Auffassung richtig ist. Befremdlich ist es freilich von vorn herein, dass die Erscheinungen, welche diese Gliederung bei den anderen Knorpelbogen begleiten, bei dem Kieferbogen ausbleiben, — so die Bildung einer Quercommissur der Venen, so auch die Abschnürung eines proximalen Stückes der zugehörigen Musculatur behufs Herstellung des A d d u c t o r.

Ich sage, dies sei befremdend, obgleich doch schon bei dem Hyoidbogen Verhältnisse auftraten, welche den regelmäßigen Gang dieser Entwicklungen störte. Aber der Mangel des Adductor am Hyoidbogen ist schon lange bekannt, die vergl. Anatomie hat ihn uns kennen gelehrt. Dahingegen hat dieselbe vergl. Anatomie mit besonderer Argumentation uns gelehrt, dass der Kaumuskel der Haifische der eigentliche Adductor des Kieferbogens sei. Es heißt darüber bei GEGENBAUR (Kopfskelett etc. p. 210): »*Für die Homologie des Kieferbogens mit einem Kiemenbogen kann endlich noch das Verhalten der Musculatur angeführt werden, wovon ich nur jene des großen Adductors der Kiefer hervorheben will. E r e n t s p r i c h t v o l l s t ä n d i g d e m A d d u c t o r d e r b e i d e n M i t t e l g l i e d e r d e r K i e m e n b o g e n und lagert sich eben so wie dieser in eine besonders bei den Notidaniden deutliche Grube ein. Die bei dieser Vergleichung uns entgegentretende Volumenverschiedenheit geht aus der Anpassung des Muskels an den zu bewegenden Skeletttheil hervor und erklärt sich somit durch die Verschiedenheit der Leistung. Auffällig bleibt dann nur noch die laterale Lagerung des Adductors der Kiefer im Gegensatze zu der medialen der Adductoren der Kiemenbogen. Dieses*

Verhältnis klärt sich jedoch auf einfache Weise durch die am Kieferbogen eingetretene, zum Theil durch die Volumenvergrößerung bedingte Lageveränderung der Außen- und Innenflächen. Am Oberkiefer wird diese Veränderung durch Entstehung des Gaumenfortsatzes, am Unterkiefer durch die Ausdehnung in der Richtung nach vorn hervorgerufen. Als der ursprünglich äußeren Fläche des Bogens entsprechend erscheint dann nur der hintere Rand des Palato-Quadratum und der hintere und untere Rand vom Unterkiefer.«

Leider ist dies Raisonnement keineswegs zutreffend. Zunächst ist es auffallend, dass, trotzdem der Adductor mandibulae so unverhältnismäßig viel größer ist, als die Adductores der Kiemenbogen, dennoch während der ganzen Embryonalentwicklung am Kieferbogen keine Bildung auftritt, welche mit der Anlage der Adductoren der Kiemenbogen homodynam sei. Man hätte vielmehr erwarten sollen, dass die Abschnürung des proximalen Theiles der Kiefermusculatur ganz colossale Dimensionen erreicht, — ja fast den ganzen embryonalen Muskelschlauch in Anspruch genommen hätte, um der gewaltigen Masse des sog. Adductor mandibulae zur Ausbildung zu verhelfen. Statt dessen erfolgt gar keine Abschnürung, eben so wenig wie beim Hyoidbogen, — wo die Abwesenheit des Adductors freilich, und vielleicht nicht mit Unrecht, auf die Beziehungen des Hyomandibulare mit den Kiefern geschoben wird (Gegenbaur, l. c. p. 210).

Fehlt aber die venöse Quercommissur, fehlt die normale Anlage des Adductors, fehlt fernerhin eine ventrale Fortsetzung der Spritzlocharterie — falls man nicht die oben beschriebene, aus der Hyoidarterie entspringende Art. thyreoidea dafür halten will — so fehlen dem Kieferbogen auch noch andere essentielle Dinge, welche allen Kiemenbogen, und auch dem Hyoidbogen zukamen. Darunter in erster Linie die knorpeligen Kiemenstrahlen. Zwar deutet Gegenbaur die Spritzlochknorpel als dem oberen Stück des Kieferbogens zukommende Kiemenstrahlen, und sucht ihre sonderbare Bildung und Lagerung (l. c. p. 203 ff.) auf allerhand Art und Weise zu rechtfertigen und frühere Versuche, die betreffenden Knorpel zu höherer Dignität zu erheben, abzuweisen, — aber auch darin ist er nicht glücklich, und die embryologische Untersuchung kommt seinen Deutungen nicht zu Hilfe, wie wir später sehen werden.

Es fehlen aber auch dem Unterkiefer die Kiemenblättchen — und in der embryonalen Entwicklung sehen wir nichts, was diesen Mangel erklären könnte — wenigstens nichts, was nach bisherigen Vorstellungen als Andeutung ausgefallener Kiemenblättchen hätte angesehen werden können.

Verfolgen wir fernerhin die Beziehungen der Kieferknorpel zum Cranium, so brauchen wir nur GEGENBAUR's eigne Anschauungen anzuführen, um die größten Unterschiede von den Kiemenbogen und ihren Beziehungen zum Achsenskelett zu erkennen, — so wenig ich im Übrigen geneigt bin (siehe Studie VI, p. 168) GEGENBAUR's Auffassung der Kiemenbogen als ursprünglich dem Achsenskelett angehöriger Bildungen zu adoptiren.

Nach alledem giebt es so viel des Abweichenden und Auffallenden in dieser ganzen Doctrin der Zugehörigkeit des Ober- und Unterkiefers zu einem, den Kiemenbogen homodynamen Visceralbogen, dass es wohl angezeigt erscheint, dieselbe zunächst in eine Art von Quarantäne zu versetzen, und die embryonalen Thatsachen ohne die Brille dieser zwar durch Alter und Autorität geheiligten, aber doch nicht ohne Weiteres zu approbirenden Anschauung zu betrachten.

Ehe ich aber weiter in der Betrachtung der Kiefer gehe, will ich nachholen, was die Embryologie der Rochen über die Entwicklung des Hyoidbogens sagt.

5. Differenzirung der knorpligen Theile des Hyoidbogens der Rochen.

In einem Stadium, in welchem die knorpligen Gebilde erst unbestimmt angelegt sind und noch keine deutliche Differenzirung ihrer Zellen von den übrigen Mesodermelementen zu erkennen ist, sieht man in dem Hyoidbogen eine doppelte Concentration eben dieser Zellen. Die eine derselben erfolgt in nächster Nähe des Hinterrandes, wo die Kiemenblättchen befindlich sind, wo die Arterie und die hintere Vene gelagert sind; die andere in größerer Nähe des Spritzloches, neben dessen hinterem Rande.

Eben so wird man gewahr, dass eine doppelte Anlage von Musculatur sich zeigt. Die eine umgiebt den erst erwähnten Knorpel, die zweite den zweiten. Alles dieses ist aber noch sehr unbestimmt und kann nur von einem an diese Verhältnisse gewöhnten Auge erkannt werden.

Durchaus deutlich wird es aber, wenn man etwas ältere Stadien untersucht (Fig. 2 *a* u. *b*, Fig. 6 *a*—*d*). Vor allen Dingen erscheint dann die Musculatur auf das klarste aus zwei differenten Portionen bestehend. Prüft man diese Verhältnisse an sagittalen Längsschnitten, so sieht man den hinteren Muskelcomplex in schmälerer Ausdehnung parallel dem ganzen Hinterrande des Hyoidbogens verlaufen, die hinter ihm liegende erste Kiemenspalte umfassen und in stark, fast kreisrund gebogener Linie sowohl dorsal wie ventral die Musculatur des nächst-

folgenden, ersten Kiemenbogens erreichen, um auf diese Weise den oberen und unteren Theil des Constrictor superficialis zu bilden. Es ist sehr leicht, diesen Muskelcomplex zu erkennen, denn aus ihm geht die vorderste Partie des electrischen Organes hervor, der zugehörige Nerv ist der N. facialis.

Der platten Gestalt der Rochen zufolge ist denn auch die Ausdehnung dieses wie aller übrigen Kiemen-Diaphragmenmuskeln am beträchtlichsten in der Richtung der horizontalen Querachse, und so ist auch die dorsale Überlagerung der Kiemenspalten eine sehr breite, womit denn wahrscheinlich auch die breite Gestalt der Thymusdrüsen zusammenhängt. Es ist auch dieser eben beschriebene Muskel, welcher die Thymusabtheilung der ersten Kiemenspalte überdacht.

Zwischen diesem Muskel und dem Hinterrande des Hyoidbogens liegt jener zuerst beschriebene Knorpel. Er ist schmal und dünn, aber er reicht von der ventralen Mittellinie bis über die dorsale Commissur der ersten Kiemenspalte, in entsprechend starker Krümmung. An seiner Außenseite, längs dem Hinterrande sitzen Knorpelstrahlen, vier dorsal, vier ventral, von der über den Knorpelbogen hinziehenden Quercommissur der hinteren Vene (Fig. 6 *b—d. Knorp.Strahl.*).

Diese Quercommissur theilt den Bogen in seinen dorsalen und ventralen Abschnitt, wie bei allen übrigen Kiemenbogen; sie ist der feste Punkt, von dem aus die Lagebeziehungen beurtheilt werden dürfen (Fig. 2 *a* u. *b*, Fig. 6 *a—d Hy.d.* u. *Hy.v.*).

Recapituliren wir nun, was wir bisher im Hyoidbogen fanden. Einen vollständigen Kiemenbogen, mit Knorpelstrahlen; eine vollständige Musculatur, wie wir sie in allen Kiemendiaphragmen zu finden gewohnt sind, mit Ausnahme des Adductors und der M. interarcuales dorsales; und da diese Muskeln fehlen, so fehlt auch die innere Höhlung des Kiemenbogens, in der die Insertion der Adductores der Kiemenbogen zu liegen kommt. Ferner finden wir eine Arterie, eine hintere Vene, eine hintere, vollständige Reihe Kiemenblättchen mit ihrer Verlängerung zu den sog. äußeren Kiemenfäden, einen großen Thymusabschnitt, begrenzt von einem dorsalen Kiemenstrahl und überdacht von der dorsalen distalen Portion der Hyoidmusculatur. Es fehlt nur die vordere Kiemenblättchenreihe und die vordere Vene, — wogegen die Quercommissur. diese wichtige Bildung, vorhanden ist.

Und dennoch soll nach der geltenden, und von Gegenbaur am stärksten vertretenen Anschauung dieses Alles nur dem ventralen Abschnitt des Hyoidbogens entsprechen, während der dorsale, das Hyomandibulare, sich davon »differenzirt« hat.

Sehen wir nun zu, was der embryologische Befund über diese »Differenzirung« lehrt.

Es leuchtet ein, dass der vorhin erwähnte vordere, dorsal gelegene Knorpel des Hyoidbogens das Hyomandibulare darstellt. Seine Beziehungen zum Unterkiefer, die wir gleich kennen lernen werden, machen das evident (Fig. 2 u. 6). Aber dieser Knorpel entsteht gleichzeitig mit dem eben beschriebenen, vollständigen Hyoidbogen; er besitzt eine eigene, außerordentlich starke Musculatur, welche freilich nur dorsal gelegen ist (Fig. 2 u. 6 *M.lev.*), aber hier dieselben Erscheinungen bietet, wie die übrigen dorsalen Portionen der Diaphragmenmuskeln: sie biegt sich nach oben und hinten um, und erreicht mit ihren Fasern den vorherbeschriebenen dorsalen Theil des eigentlichen Hyoidmuskels. Sie überdacht ihn fast vollständig und trifft mit ihren äußersten Fasern sogar noch auf den folgenden Muskel des ersten Kiemenbogens.

Das Hyomandibulare des *Torpedo* hat eine sehr merkwürdige Gestalt beim erwachsenen Thiere (vgl. GEGENBAUR l. c. p. 172 ff. Taf. XIII Fig. 3). Es erscheint als breite Platte mit mehreren Fortsätzen, der am meisten außenstehende trägt den Kieferapparat. Verfolgt man die Entwicklung dieser Gestalt, so führt sie zurück auf den oben erwähnten Knorpel, welcher von Hause aus schräg gelagert ist, mit dem eben erwähnten Theil, der die Kiefer trägt, zumeist nach außen und nach unten gerichtet, während der allmählich sich verbreiternde Körper des Knorpels nach oben und innen geht. Die Oberfläche, d. h. die dorsale Fläche desselben bietet eine muldenförmige Vertiefung dar, an welcher sich die inneren Fasern des gewaltigen Muskels ansetzen, den wir vorher beschrieben; je näher dem äußeren Ende des Knorpels, um so schmaler ist diese Mulde, je weiter nach hinten, um so breiter, und nach der Mitte auch flacher wird sie. Schließlich hört sie auf, und der Knorpel stellt nur eine gewöhnliche Platte vor, die zwar breiter, aber zugleich auch dünner ist, als ihr äußerer Abschnitt. Auf der innersten Seite gliedert sich der hinterste Theil ab, d. h. zwischen ihm und dem Haupttheil des Knorpels macht sich eine Verdünnung geltend, als sollte es hier zu einem Gelenk führen. Dieser abgegliederte Theil verbindet sich durch Bandmasse mit dem Basale des ersten Kiemenbogens, entsprechend der Verbindung der distalen Partie des zugehörigen Muskels, welcher sich auch mit einigen Fasern der Musculatur des ersten Kiemenbogens anschloss. Der Haupttheil der Platte aber lagert sich dem Schädel an.

Verfolgen wir nun die Beziehungen, welche das untere äußere Ende des Hyomandibulare mit den Kieferknorpeln eingeht.

Gerade unterhalb des unteren Endes des Spritzloches beginnt die Knorpelverdichtung aus Mesodermzellen, welche zur Anlage der Kiefer führt. Am äußersten Ende, d. h. am weitesten von der Sagittalmittelebene des Körpers entfernt, ragt das untere Stück des Hyomandibulare heraus; etwas näher gegen die Mittelebene folgt dann der obere Winkel des Oberkiefers, und gleich nach ihm, aber zu innerst gelegen, der obere Winkel des Unterkiefers. Auf jedem Schnitt, der nun weiter gegen die Sagittalmittelebene geführt wird, weichen diese drei Knorpel weiter von einander fort, das Hyomandibulare nach oben, der Unterkiefer nach unten, der Oberkiefer nach vorn. Ehe letztere beide aber aus einander gehen, schafft sich noch am oberen Ende des Unterkiefers eine kleinere Abschnürung eines eigenen Knorpelkernes: das von GEGENBAUR sogenannte Sustentaculum des Unterkiefers. Gleichzeitig bilden sich sehr umfangreiche und complicirte Ligamentanlagen, deren Endresultat bei GEGENBAUR l. c. p. 169 ff. nachzulesen ist.

Danach weichen diese Knorpel aus einander, wie oben dargestellt.

Sehr bald aber macht sich eine breite Muskelmasse bemerklich, welche Ober- und Unterkiefer zu Insertionspunkten haben und zwischen beiden einen zwar kurzen, aber breiten Verlauf nehmen. Dieser Muskelmasse fügt sich ventralwärts ein längerer, von der Orbitalgegend kommender Muskelbauch an. Zwischen beiden Muskelpartien verläuft ein Ast des Trigeminus (Fig. 6 *a—d*).

Ober- und Unterkiefer begeben sich nun beide nach innen, gegen die Mitte, um mit den entsprechenden Theilen der anderen Seite zu einem Stücke zu verschmelzen. Beide entfernen sich also in gleichem Maße von der eigentlichen mittleren Horizontalebene des Körpers, während der Auffassung zufolge, welche den Oberkiefer als obere Partie eines Visceralbogens in Anspruch nimmt, die umgekehrte Wachsthumsrichtung für ihn angezeigt war.

Wie verhält sich nun aber, um zur Beurtheilung des dargestellten Sachverhältnisses zu gelangen, das Hyomandibulare zum Hyoidbogen einerseits, zum Kieferapparat andererseits?

Um die ganze Tragweite des beschriebenen Befundes entwickeln zu können, muss ich zunächst durch Reproduction der von GEGENBAUR gegebenen Darstellung die Fragen ganz klar stellen. Es ist das ein durch die Wichtigkeit der speciellen Fragen, um die es sich handelt, so wie durch die Verschiedenheit der Beurtheilungsmaximen, welche

GEGENBAUR und ich anwenden, gleich stark gebotenes Postulat. Es heißt l. c. p. 171 unten:

»*Die in den Reihen der Haifische allmählich sich ausprägende Verbindung des Hyomandibulare mit dem Unterkiefer führt zur Sonderung von zwei Gelenkstellen am unteren Ende des Knorpels. Die eine davon ist die ursprüngliche Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke des Bogens, die andere vermittelt die Articulation mit dem Unterkiefer. Die Lagerung beider Gelenkstellen ist eine wechselnde, aber meist liegt die mandibulare Gelenkfläche etwas tiefer als jene für das untere Zungenbeinstück. Das letztere kann demnach in diesen Fällen als höher am Hyomandibulare angefügt betrachtet werden, wenn man den zum Unterkiefer führenden Fortsatz (Mandibularfortsatz) als das untere Ende des Skeletttheiles gelten lässt.*

Durch diese Anschauungsweise gelangt man zur Verknüpfung des bei den Rochen scheinbar sehr abweichenden Verhaltens des Zungenbeins mit jenem der Haifische. Nimmt man am Hyomandibulare eine Vergrößerung des Mandibularfortsatzes an, so wird das untere Hyoidstück an dem hinteren Rande des Hyomandibulare in demselben Maße emporrücken, als jener Fortsatz sich ausgedehnt hat. Erfährt der Fortsatz eine mit dem Hauptstück gleichartige Umbildung, so wird er um so mehr als das eigentliche untere Ende des Hyomandibulare erscheinen, als das untere Stück des Zungenbeinbogens eine dem Hyomandibulare ungleichartige Richtung der Differenzirung eingeschlagen hat (??).

Wenden wir uns zur speciellen Prüfung dieser Verhältnisse bei den Rochen, so tritt uns unter allen bei Torpedo der nächste Anschluss an die Haie entgegen. Das breite Hyomandibulare stellt eine gegen den Unterkiefer in einen langen Fortsatz ausgezogene Knorpelplatte dar. Am vorderen Rande beginnt ein anderer Fortsatz, der in mediane Richtung tritt. Der obere Theil des hinteren Randes ist convex und läuft gegen den Mandibularfortsatz in eine sanfte Einbuchtung aus. An der Stelle der stärksten Convexität dieses Hinterrandes befestigt sich der einem Kiemenbogen gleichgestaltete untere Abschnitt des Zungenbeinbogens. Wenn wir diese Verbindungsstelle der zwei Abschnitte des Zungenbeinbogens als die ursprüngliche annehmen — und für die Annahme einer Veränderung der Stelle würde die Erklärung uns fehlen[1] —

[1] *Die Annahme eines Emporrückens als einer absoluten Ortsveränderung kann hier wie auch in ähnlichen Fällen keine Geltung haben, wenn nicht der bewegende Factor nachgewiesen werden kann. Die vergleichende Anatomie kann sich nicht genug hüten (!!!), solchen Vorstellungen von mechanischen Ortsveränderungen Zutritt zu lassen. Wenn ich oben jene Bezeichnung angewendet habe, so verstehe ich darunter eine relative Veränderung in der Reihe der Formzustände.*

so lehrt die Vergleichung mit den Haien, dass die Eigenthümlichkeit des Hyomandibulare bei Torpedo außer der Verbreiterung in der Ausbildung des Mandibularfortsatzes beruht. Als Körper des Hyomandibulare werden wir also den medial von der Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke gelegenen breiten Abschnitt des gesammten Knorpelstückes nehmen, den lateral davon befindlichen Theil dagegen als Mandibularfortsatz auffassen.

Die bedeutende Ausdehnung dieses Fortsatzes erklärt die weit von seinem Ende gelegene Verbindungsstelle mit dem unteren Stücke des Zungenbeinbogens. Relativ noch bedeutender ist der Fortsatz bei Narcine entwickelt, indem das untere Stück seinem Hinterrande ganz dicht an der Verbindung mit dem Schädel angefügt ist. Der Fortsatz wird also hier fast von dem ganzen Hyomandibularstück repräsentirt, von welchem der bei den Haien ausgebildete Theil in dem Maße sich rückbildet, als der Fortsatz sich vergrößert. Wenn wir so den Fortsatz zu einer größeren Bedeutung gelangen sehen, ist es nothwendig, dabei nicht zu übersehen, dass er immer zum Hyomandibulare gehört, dass er aus einer Differenzirung des Hyomandibulare hervorgeht, welches Stück zwar dadurch formell verändert wird, aber doch damit nicht aufhört, dieser Skeletttheil zu sein. Mit dieser Differenzirung ändert die Verbindungsstelle des unteren Zungenbeinstückes ihre Lage, sie rückt näher an den Schädel empor.

Es bedarf dann nur noch eines Schrittes zur gänzlichen Ablösung des unteren Bogenstückes vom Hyomandibulare. Sie ist bei den übrigen Rochen vollzogen. Das Hyomandibulare behält dann nur noch Beziehungen zum Unterkiefer, wird zum Träger des Kieferapparates, zum Kieferstiel, und das untere Bogenstück schließt sich den Kiemenbogen an. Es ist dann entweder noch am Cranium befestigt, wie bei Rhynchobatus, Trygon und Myliobatis, oder es ist frei geworden, wie bei Raja. In beiden Fällen bieten sich an ihm mit den Kiemenbogen übereinstimmende Verhältnisse dar.

Der einfache Zungenbeinbogen der Notidaniden löst sich also bei den Rochen in zwei bedeutend ungleichwerthige Abschnitte auf. Das obere Stück bildet die bei den Notidaniden noch gar nicht bestehenden, somit erst innerhalb der Haie erlangten Beziehungen zum Unterkiefer aus. Das untere Stück trennt sich vom oberen, dessen Fortsetzung es bildete, und wird zu einem Kiemenbogen. — —

— — In die bei den Selachiern nachweisbare(?) Reihe von Veränderungen, welche das Hyomandibulare durch Bildung seines Mandibularfortsatzes erleidet, fügt sich das die Ganoiden und Teleostier charakterisirende Verhalten des Zungenbeinbogens ein. Der genannte Fortsatz tritt vom

Hyomandibularstücke an ganz übereinstimmender Stelle ab, gelangt aber nicht zum Unterkiefer, sondern wird (die Störe ausgenommen) hinter dem Palato-Quadratknorpel gelagert dem auf dem hintersten Abschnitte des letzteren sich bildenden Knochen — dem Quadratum — verbunden und theilweise von ihm umschlossen gefunden. Das Hyomandibulare und sein Fortsatz ossificiren selbständig und stellen dann zwei ursprünglich durch einen continuirlichen Knorpel repräsentirte Knochen dar, von denen der aus dem Fortsatz gebildete das Symplecticum Cuviers vorstellt.« — —

— — »*Die Ablösung des unteren Stückes vom Hyomandibulare und der damit verbundene engere Anschluss an den Kiemenapparat, wirken differenzirend auf jenen Skeletttheil. Indem es in die Reihe der Kiemenbogen tritt, geht es eine diesen entsprechende Gliederung ein. Bei allen Haien bildet es nur ein einziges Skelettstück, welches durch seine Anlagerung an die Innenfläche des Unterkiefers keine größere Beweglichkeit empfing, bei den Rochen dagegen in zwei Abschnitte getheilt wird. Sie entsprechen den beiden Mittelstücken der Kiemenbogen, denen sie gleichmäßig angereiht sind. Diese Sonderung besitzen alle Rochen. Sie giebt sich als eine Anpassung zu erkennen, der zufolge das genannte Stück bei seiner allmählich höher emporrückenden Hyomandibularverbindung und der damit verbundenen Trennung vom Unterkiefer nicht mehr mit diesem, sondern mit den Kiemenbogen sich bewegt. Functionell gehörte es diesen ohnehin schon zu, in so fern es einen Theil der Kieme des Zungenbeinbogens trug. Diese musste allmählich ganz auf das untere Stück verlegt werden, sobald dasselbe seine Verbindung mit dem Hyomandibulare durch die Ausbildung des Mandibularfortsatzes höher hinauf gerückt bekam.*

Ich leite also die Trennung des unteren Hyoidstückes in zwei Stücke von der Bewegung der Kiemenbogen ab, an denen das Stück theilnehmen muss, und betrachte die bestehende Articulation jener beiden Stücke als das Ergebnis des Anschlusses an die Kiemenbogen. Bei Torpedo sind beide Stücke die einzigen. Narcine scheint das obere Stück nochmals getheilt zu besitzen. Bei Rhynchobatis und Raja ist dem Ende des oberen noch ein kleines Knorpelchen angefügt, welches bei Pristis ansehnlicher erscheint. Diese Knorpelchen müssen mit dem Stadium auftreten, in welchem das obere Stück auch an seiner Befestigungsstelle in gleiche Reihe mit den Kiemenbogen tritt.

Diese Veränderung ruft jedoch noch keineswegs eine völlige Gleichartigkeit hervor, denn es bleiben dem genannten Hyoidstücke immer noch manche Besonderheiten, die es von den Kiemenbogen unterscheiden lassen,

und damit beurkunden, dass es zuvor in einem anderen Verhalten sich befand. Hierher gehört z. B. der Mangel der Muskelgruben, welcher das kiemenbogenartige Hyoidstück der Rochen von den echten Kiemenbogen auszeichnet (!!!).

Es ist interessant zu sehen, wie ein in neue Verhältnisse gelangender Skeletttheil die Einrichtungen schon länger in ihren Beziehungen bestehenden Theile annimmt (!!), nachdem er ihnen functionell zuertheilt ward. Die Gliederung der Kiemenbogen der Rochen ist eine ererbte Organisation. Sie kommt den Rochen in wesentlich gleicher Weise zu wie den Haien. Die Gliederung des unteren Zungenbeinstückes der Rochen ist aber nicht von der gemeinsamen Selachierstammform her ererbt worden, denn sie fehlt bei den Haien und zeigt sich selbst bei den Rochen auf verschiedenen Stufen. Wir werden sie demgemäß als innerhalb des Rochenstammes erworben betrachten müssen (!!).

Sie ist also eine neue, gegenüber der früher erworbenen, auf alle Selachier vererbten Gliederung der Kiemenbogen. Durch die neue Gliederung des unteren Zungenbeinstückes verdunkelt sich die Homologie mit dem entsprechenden Theile der Kiemenbogen (!). Die mit dem Emporrücken der Hyomandibularverbindung erfolgte Ausdehnung nach oben hatte hierfür vorbereitet. Das untere Stück des Zungenbeinbogens der Haie konnte dem ventralen Segmente eines Kiemenbogens für homodynam erklärt werden, genau genommen dem unteren Mittelstücke und dem damit verbundenen Copulare. Wenn jener untere Theil des Zungenbeinbogens der Haifische demselben Stück entspricht, das wir bei den Rochen in seiner Ablösung vom Hyomandibulare verfolgten, so ist gewiss, dass auch die den Gliedern eines Kiemenbogens sich ähnlich verhaltenden Producte dieses Stückes in ihrer Summe dem genannten Skeletttheile der Haie homolog gelten müssen. Diese Homologie wird trotz des durch Assimilirung entstandenen Scheines einer Homodynamie mit einem Kiemenbogen aufrecht zu erhalten sein (!). Die Homodynamie ist in der That nur eine scheinbare. Man wird zu ihrer Behauptung verleitet (!) sein, wenn man die Kiemenbogen unter sich vergleicht und das Hyomandibulare außer Betracht lässt, man wird sie aber aufgeben, sobald man vom Hyomandibulare, überhaupt vom Zungenbeinbogen seinen Ausgang nimmt. Aus diesem Falle geht die Unzuverlässigkeit der Vergleichung auf Grund der serialen Homologien oder Homodynamien hervor, bei denen der Factor der Assimilirung ungleichartiger Theile selten mit in Rechnung gezogen werden kann.«

Ich fürchte, Andere werden anders und vielleicht richtiger schließen, wenn sie das Hyomandibulare nicht als Theilproduct des Hyoid auffassen.

Nehmen wir als Ausgangspunkt, von dem wir vielleicht zu einer neuen[1] Deutung dieser Verhältnisse gelangen, den Befund bei *Torpedo*, — dem derjenige von *Raja* in allem Wesentlichen gleicht, — so erkennen wir in der von Anfang an auftretenden doppelten Knorpelbildung und in der noch früher zur Erscheinung gelangenden doppelten Musculatur das sicherste Anzeichen, dass wir es hier mit mindestens zwei in einem Visceralbogen vereinigten Segmenten zu thun haben. Das hintere der beiden Segmente wird durch den wirklichen Hyoidbogen dargestellt, mit seiner hinteren Kiemenblattreihe, seiner Arterie, seiner hinteren Vene, deren Quercommissur, dem Antheil an der Thymusabschnürung, den Kiemenstrahlen und der ganzen ventralen, medialen und dorsalen Musculatur, — ja bei *Torpedo* speciell noch durch die Umwandlung des einen Stückes des Constrictor superficialis in den vordersten, vom Facialis innervirten Abschnitt des elektrischen Organs. Alles dies gehört dem eigentlichen Hyoidbogen an.

Eine vordere Vene existirt weder vor dem eigentlichen Hyoidknorpel, noch vor dem Hyomandibulare, so ist denn auch die Venenquercommissur nicht im Stande, wie bei den übrigen Kiemenbogen, das Blut der hinteren Vene in eine vordere zu ergießen. Merkwürdigerweise existirt auch keine vordere Kiemenblattreihe für das Hyomandibulare, resp. was auf dasselbe herauskommt, es giebt keine Kiemenblattreihe an der Hinterwand des Spritzloches. Diese Venen sind aber durchaus an die Existenz der ihnen zugehörigen Kiemenblättchen gebunden: schwinden diese, so schwinden auch die Venen.

Oben habe ich aber einen rudimentären zweiten Arterienstamm beschrieben, welcher parallel der eigentlichen Hyoidarterie verläuft und eine Zahl von Ästen in das Gewebe des Gesammthyoidbogens abgiebt. Die Lagerung dieser Arterie vor dem eigentlichen Hyoidmuskel beweist, dass sie einem vor ihm liegenden Bogen zukam: und so gewinnen wir eine neue Instanz für die Annahme, dass im Hyoidbogen von Hause aus mindestens zwei Visceralbogen enthalten sind. Die Quercommissur der hinteren Hyoidvene kreuzt aber auch diese rudimentäre Arterie; ihr Verlauf ist darum auch so sehr viel länger als der der an-

[1] Es ist übrigens nicht zum ersten Male, dass gegen diese Deutung der Hyoidbogenverhältnisse Widerspruch erhoben wird; schon Dr. VAN WIJHE (»Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*«, Niederl. Archiv f. Zoolog. V p. 313 ff.) hat sehr gegründete Einwürfe gemacht, wobei er sich zunächst auf die Nerven stützt, aber auch die Beobachtungen PARKER's über die Entstehung des Hyomandibulare der Rochen mit Recht als unvereinbar mit GEGENBAUR's Auffassung anführt.

deren Quercommissuren an den hinteren Visceralbogen: auch hieraus scheint zu folgen, dass sie eine andere vor ihr liegende Quercommissur in sich aufgenommen hat. Dass sie ferner ihr Blut direct in die Spritzlocharterie ergießt, ist wiederum ein anomaler Zustand, — so deutet eben Alles darauf hin, dass im Hyoidbogen nicht bloß die Knorpel Veränderungen erlitten haben, sondern alle übrigen Componenten gleichfalls.

Alles dieses veranlasst uns eine den GEGENBAUR'schen Deductionen entgegengesetzte Deutung vorzunehmen, und statt den Befund bei den Rochen als »Differenzirung« einer ursprünglich bei den Notidaniden einfacheren Anlage anzusehen, vielmehr den Thatbestand bei den Rochen als das Ursprünglichere, die Verhältnisse bei den Haifischen als das Abgeleitete, also Vereinfachte, Reducirtere in Anspruch zu nehmen. Dazu würde auch GEGENBAUR gezwungen gewesen sein, wenn er nicht selbst sich in Widersprüche verwickelt hätte. Beschreibt er doch von dem Hyomandibulare der Haie Knorpelstrahlen, welche diesem Skeletttheil in normaler Weise am hinteren Rande angefügt sind. Nachher bei den Rochen trägt aber das Hyomandibulare keine Kiemenstrahlen mehr, was auch begreiflich ist, wenn es nämlich, wie GEGENBAUR will, zum größten Theile nur den vergrößerten Mandibularfortsatz der Haie vorstellt; denn dieser Mandibularfortsatz trägt eben niemals Knorpelstrahlen. Man sollte nun erwarten, dass in der dorsalen Abtheilung des Hyoidbogens der Rochen zufolge des Abortirens des Körpers des Hyomandibulare und der massigen Ausbildung des Mandibularfortsatzes keine Knorpelstrahlen mehr existirten: statt dessen finden sich eine beträchtliche Zahl vor (Fig. 6 *d*), und noch dazu sind sie dorsal von der venösen Quercommissur gelagert. Hätte GEGENBAUR diesen Umstand berücksichtigt, so würde er nicht von einem Herabrücken des Hyomandibulare und einem Heraufrücken des vermeintlichen unteren Zungenbeinstückes gesprochen haben. Er würde dann auch bewahrt geblieben sein vor der Vertheidigung der höchst bedenklichen Maxime, »dass ein in neue Verhältnisse gelangender Skeletttheil die Einrichtungen der schon länger in ihren Beziehungen bestehenden Theile annimmt, nachdem er ihnen functionell zuertheilt ward«. Die Billigung und Anwendung dieses Lehrsatzes würde der Morphologie unsägliche Verwirrung bereiten, ihr ganzes Gefüge geradezu aus den Angeln heben.

Ist aber ein Process, wie der von GEGENBAUR angenommene, überhaupt möglich? Kann ein Knorpel, der durch seine Beziehungen zunächst zur Musculatur, dann aber zu vielen Nerven, Blutgefäßen und anderen Knorpeln gebunden ist, ohne Weiteres aus diesen Beziehungen heraustreten und andere eingehen? Jeder wird antworten: Nein, und GEGENBAUR

selbst wird dasselbe sagen. Man wird verlangen müssen, diesen Process Stufe für Stufe verfolgen zu können, durch alle Mittelzustände, welche zwischen angenommenem Ausgangs- und wirklichem Endpunkte mitten inne liegen. GEGENBAUR selbst scheint auch etwas derart unternommen zu haben durch die Auseinandersetzung, die ich oben abdruckte. Aber entspricht dieselbe dem Postulat? Deutet sie uns an, wie es wohl zugegangen sein mag, dass der Kieferbogen sich an das untere Ende des oberen Mittelstückes des Hyoidbogens durch Bandmasse sich befestigte? Wie er dazu kam, die doch damals höchst wahrscheinlich weiter nach unten reichende Spritzlochspalte zu überbrücken oder aber sie zu verdrängen? Oder, wenn GEGENBAUR etwa der Meinung ist, die Spritzlochspalte sei damals schon verkürzt gewesen, giebt er dafür irgend einen Grund an? Und wenn wirklich der Kieferapparat durch einstweilen unaufgeklärte Weise sich an einen Knorpel des Hyoidbogens anheftete, wie kommt es, dass dieser Knorpel sich nun ohne Weiteres aus all' seinen alten Beziehungen löst? Warum soll er sich so außerordentlich verlängern und verbreitern? Welche Einflüsse sollen das hervorbringen? Eine Muskelverbindung zwischen Kiefern und Hyomandibulare existirt nicht, sie kann also nicht die Vergrößerung des letzteren herbeigeführt haben, es kann das nur durch die ursprüngliche Musculatur geschehen sein, welche das Hyomandibulare an den Schädel bindet, wie die M. interarcuales die Basalia und die oberen Enden der Mittelstücke unter einander und mit dem Achsenskelett verbinden, um Gegengewicht gegen die Actionen der Adductores und der Constrictores zu leisten.

Dieser Muskel — GEGENBAUR nennt ihn mit Recht den Hebemuskel — muss aber doch von Hause aus in ähnlichen Beziehungen gedacht werden, wie seine hinter ihm liegenden Kameraden. Er wird also ursprünglich auch den Hyoidbogen nicht nur mit dem Schädel, sondern auch mit dem hinter ihm liegenden ersten Kiemenbogen und mit dem vor ihm liegend gedachten Kieferbogen verbunden haben. Das aber setzt voraus, dass der Kieferbogen, wie es auch GEGENBAUR glaubt, einstens mit seinem Basale, oder dem entsprechenden noch ungetheilten Mittelstück in ähnlicher Lage gewesen sei, wie die Kiemenbogen. Dann würde aber das ethmoidale Ende des Oberkiefers unter das Occipitale oder meinethalb das Basale gerathen sein, und der Hebemuskel des Palato-Quadratum hätte sich von diesem an die vordersten Abschnitte des Maxillare begeben müssen. In der That geht aber der Levator maxillae superioris bei allen Selachiern an den inneren Rand des Quadratum, und hebt dieses, nicht seine vordere Verlängerung, das

vermeintliche Palatinum. Wie erklärt Gegenbaur dann wieder diese Verlegung der Insertion? Er sagt l. c. p. 236:

»*Das gesammte Bogensystem des secundären Visceralskelettes erscheint als ein Sonderungsproduct aus einem ursprünglich gleichartigen Zustande seiner Folgestücke. Entweder alle Bogen, was jedoch nicht erweisbar ist* — (die Lippenknorpel sind damit gemeint) — *oder doch die meisten, was bewiesen werden kann, tragen Kiemen. Die Gleichartigkeit der Function lässt auf gleichartiges morphologisches Verhalten schließen.*

Der erste der kiementragenden Bogen trat sehr frühzeitig aus dieser Thätigkeit, seine Glieder bildeten sich zu den Kieferstücken um, auf deren Rändern der Integumentüberzug seine Hartgebilde zu voluminöseren aber die ursprüngliche Textur im Wesentlichen beibehaltenden Bildungen, den Zähnen, umgestaltete. Diese Umwandlung eines Visceralbogens in den Kieferbogen kann nicht ohne entsprechende Veränderungen der bezüglichen Weichtheile, vorzüglich der Musculatur, gedacht werden. Dadurch vergrößert sich das Gesammtvolum des Bogens und wirkt hemmend auf das Fortbestehen der hinter ihm gelegenen Kiemenspalte, deren unterer Abschnitt sich schließt. Nur der obere Abschnitt jener ersten Kiemenspalte erhält sich und wird als Spritzlochcanal vererbt, dessen respiratorische Bedeutung verloren geht. Das Kiemenrudiment geht in die Pseudobranchie über. Da bei Embryonen nur das allerdings sehr große Spritzloch und nicht eine längs des ganzen Hinterrandes des Unterkiefers sich erstreckende Kiemenspalte angelegt wird, muss geschlossen werden, dass die Obliteration des unteren Abschnittes der Spalte sich sehr frühzeitig einleitete. Dass die Ausdehnung bestand beweisen die Radienrudimente am Unterkiefer. Der vierte primitive Visceralbogen verliert zwar seine Beziehung zu den Kiemen nicht ganz, aber sein oberes Stück gewinnt Verbindungen mit dem Kieferbogen, wie auch das untere Glied durch mächtigere Ausbildung der Copula in geänderte Verhältnisse tritt. Die übernommenen Leistungen sind mannigfache, da aber die Copula die Stütze der Zunge abgiebt, so wird der Bogen als Hyoidbogen unterschieden.«

Wir erfahren also nur sehr unbestimmte Allgemeinheiten. »Der erste Bogen trat sehr frühzeitig aus dieser Thätigkeit, seine Glieder bildeten sich zu den Kiefern um.« Ja, wie machte er das denn? Was für Verhältnisse riefen diese Umbildung hervor? Ich will davon nicht reden, dass Gegenbaur die vor ihm liegenden sog. Lippenknorpelbogen einfach zu Grunde gehen lässt, später hat er diesen Knorpeln eben eine andere Deutung gegeben; aber ich frage, in welcher Weise soll man sich den Mund denken, ehe er Kiefer besaß; und worin be-

standen die veränderten Verhältnisse, welche einen Kiemenbogen plötzlich dazu bestimmten, Kieferbogen zu werden? Wir müssen diese Frage stellen, denn in dieser Umwandlung des Kieferbogens wird das Primum movens für die Umwandlung auch des Hyoidbogens gesucht, der uns hier beschäftigt. Dehnte sich der Darm früher weiter nach vorn aus, ehe der Kieferbogen Kieferbogen ward? Was für Mittel besaß er denn für die Zerkleinerung der Nahrung? Ist GEGENBAUR derselben Meinung wie BALFOUR, dass die Vorfahren der Fische ein Saugmaul hatten[1]? Wovon nährten sie sich denn? Vom Blut anderer Thiere? Leider wissen wir nichts davon, welche anderen Thiere so massenhaft in jenen Urzeiten herumschwammen, um so große Geschöpfe, wie die Vorfahren der Haifische, zu ernähren. Was wir aber heute von Mundtheilen saugender Thiere kennen, lässt sich fast Alles auf Umwandlung solcher mit ursprünglich beißenden Mundtheilen zurückführen. Wenn aber die Vorfahren der Selachier beißende Mundtheile hatten, wo saßen die? Die heutige Constitution des Darmes lässt keine Spur irgend eines Kaumagens etc. bei den Fischen erkennen — und die Embryologie lehrt auch nichts davon, dass jemals einer bestanden habe. Andererseits ist es klar, dass Thiere, welche ein Achsenskelett, ein Primordialcranium, obere und untere Bogen und all die entsprechende Musculatur besaßen, schon recht ansehnliche Größe haben mussten, und also große Ansprüche an Ernährung machten. Will man aber lieber sich Miniatur-Wirbelthiere vorstellen, so tritt die Schwierigkeit auf, durch welche Mittel es diese kleinen Thiere dazu brachten, die dominirende Classe im Meere zu werden. Wir haben heut zu Tage Copepoden, Pteropoden, Medusen etc. etc. im Meere, aber Niemand wird erwarten, dass aus ihnen Rassen sich herausbilden könnten, welche die Fische zu verdrängen im Stande seien. Es muss also sehr harmlos im Meere zugegangen sein, ehe die Selachiervorfahren Kiefern entwickelten, oder aber sie besaßen Kiefer und Zähne vor den Kiemenbogen, von denen heute keine Spur mehr vorhanden ist, und auch keine Andeutung in der Entwicklung mehr geschieht, so dass ihre Annahme in der That in der Luft schwebt.

GEGENBAUR sagt aber, die Umwandlung des betreffenden Kiemenbogens sei sehr frühzeitig erfolgt. Es ist wohl nicht unbescheiden, zu

---

[1] In einer späteren Studie werde ich den Nachweis liefern, dass die Saugnäpfe der Amphibien, das Saugmaul der Cyclostomen, die Haftorgane des *Lepidosteus* und die der Ascidien aus sehr verschiedenen Organen hervorgegangen sind, also schwerlich Beweiskraft für die auch an sich schon sehr unwahrscheinliche Theorie des primitiven Saugmauls der Vertebraten besitzen.

fragen, woher er das weiß? Er fügt bei, dass sie sich nicht ohne entsprechende Umbildung der bezüglichen Weichtheile, vorzüglich der Musculatur, denken lassen. Das ist natürlich, obwohl es manchmal den Anschein gewinnt, als ob im »Kopfskelett der Selachier« die Knorpel selbständige Evolutionen ausführten. Aber welche Veränderungen waren das? Dieselben uns anzudeuten, darauf kam eben Alles an. Wir sahen, dass der Levator maxillae superioris an der Stelle des Schädels ruhig sitzen blieb, wo die seriale Homologie der Muskelbogen oder Muskelsegmente ihn von Haus aus vermuthen ließ, dass aber seine Insertion, die am dorsalen Theile des Kieferbogens hätte erfolgen müssen, an der Innenseite des untersten Theiles des oberen Mittelstückes, nämlich des Quadratum, erfolgt. An dieser Stelle sollte der Adductor mandibulae sich inseriren, aber wir finden den sog. Adductor mandibulae auf der äußeren Seite der Kiefer in einer Lagerung, die keine Spur davon zeigt, dass er jemals auf der inneren Seite gelegen haben könne. Wir werden auch gleich aus der Embryologie lernen, dass ein Adductor mandibulae s. maxillae eben so wenig zur Ausbildung kommt, wie der Adductor hyoideus. Wenn dies also eine »Veränderung der bezügl. Weichtheile, vorzüglich der Musculatur« bildet, so müssen wir Auskunft darüber verlangen, wesshalb sie gerade in dieser Weise sich gemacht hat, denn offenbar war sie das Prius, nicht das Posterius zur Umwandlung der Knorpelbogen.

Gegenbaur schiebt aber diesen supponirten Umwandlungen des Kieferbogens die Schuld zu, den Hyoidbogen aus seiner ursprünglichen Gestalt und Lage verdrängt zu haben, nachdem sie erst die Spritzlochspalte reducirt hatten. Warum die Spritzlochspalte nicht ruhig in ihrer alten Ausdehnung beharrte, erfährt man freilich nicht, nur das Factum wird, mit anscheinendem Recht, behauptet.

Was aber hat der Kieferbogen mit dem Hyoidbogen zu schaffen? Da kommt nun die ganze »Aufhängetheorie« am Kieferstiel zum Vorschein. Der Kieferbogen musste »aufgehängt« werden. Warum? Weil er seine ursprüngliche Verbindung mit dem Cranium verloren hatte. Mit dieser »ursprünglichen« Verbindung hat es freilich wieder seine eigene Bewandtnis. Es ist zweifelhaft geblieben, wo die eigentlich stattgefunden hat. Gegenbaur sucht sie nicht an dem vordersten Stück des Palatinum, sondern an einem Fortsatz des Quadratum der Notidaniden, der sich mit dem Postorbitalfortsatz des Cranium gelenkig in Beziehung setzt. Jene Verbindung des Palatinum — das Palato-Basalgelenk — wird verworfen, weil die embryonale Entwicklung erweise, dass das Palatinum erst nach dem Quadratum entstehe, eine »ontogenetisch sehr

spät entwickelte« Bildung sei. Eine Verbindung mit dem Cranium überhaupt war aber der ganzen Achsenskelett- und Bogentheorie zufolge nöthig. Warum aber dieser Theil des Quadratum nun nicht den Ansatzpunkt des Levator maxillae superioris abgiebt, wird nicht gesagt. GEGENBAUR stützt sich auf einen Befund an Embryonen des *Acanthias*, wonach das Quadratum viel früher angelegt werde, als das Palatinum. Das ist ganz richtig, wie denn auch die Mittelstücke der Kiemenbogen eher differenzirt werden, als die Basalia und Copularia; in anderer Weise sehe ich aber in den Embryonen von *Pristiurus Scyllium*, *Mustelus*, *Raja*, *Torpedo* nichts, was diese Theorie von der »ontogenetisch sehr spät entwickelten Bildung« des Palatinum unterstützen könnte. Der Oberkiefer legt sich vielmehr genau so an, wie der Unterkiefer, und wächst, wie alle Kiemenbogen, von der Mitte nach seinem Ende zu, ob ventral oder dorsal ist einerlei [1]; ich kann

[1] Der Name Palato-Quadratum, den HUXLEY und GEGENBAUR für den Oberkiefer eingeführt haben, ist keine glückliche Neuerung, obschon es sehr verzeihlich ist, dass man ihn wählte. Er stammt aus der Osteologie der Knochenfische. Bei den erwachsenen Teleostiern findet sich über der Einlenkung des Unterkiefers ein etwas dreieckig geformter Knochen, welcher als Quadratum bezeichnet wird, weil man ihn für homolog mit dem gleichnamigen Knochen des Säugethierschädels hält. Das Quadratum grenzt unten und hinten an das Symplecticum, oben an das Metapterygoid, vorn an das Palatinum, das Ecto- und Entopterygoid. Das Symplecticum soll den unteren Belegknochen des ursprünglichen Hyomandibulare vorstellen.

Es ist begreiflich, dass eine Terminologie, die von einem Typus entnommen ist, in dem primäre und secundäre Knochen gemischt auftreten, nicht ohne Weiteres auf einen Typus übertragen werden darf, welcher es bei den ursprünglichen Knorpeln bewenden lässt. Dass man es doch gethan, hat eben eine Reihe von Missgriffen zur Folge.

Späteren ausführlichen Mittheilungen vorgreifend, will ich aus meinen Untersuchungen über die Bildung des Kieferapparates der Teleostier das Nachfolgende hier anführen.

An der Bildung des gesammten Apparates nehmen fünf gesonderte Visceralbogen Theil, denen ich gleich die bei den Selachiern gebräuchlichen Namen geben will: 1. Oberkiefer (Maxilla); 2. Unterkiefer (Mandibula); 3. Spritzlochknorpel (Spiraculare; diesen Namen werde ich in einer späteren Studie rechtfertigen); 4. Kieferstiel (Hyomandibulare); 5. Zungenbein (Hyoid).

Die Lage des Unterkiefers ist am genauesten gekannt, ich gehe darum von ihr aus und lasse die Übrigen sich daran schließen. Spritzlochknorpel und Hyomandibulare sind schräg von dem proximalen Ende des Unterkiefers nach oben gegen die Oberblase gerichtet. Das Hyomandibulare liegt höher hinauf und zugleich analwärts vom Spritzlochknorpel, letzterer reicht tiefer hinab, und er ist es, nicht das Hyomandibulare, welcher mit dem Unterkiefer articulirt. Nach oben reicht er bis über die Spritzlocharterie, welche das Hyomandibulare außen kreuzt und zwischen Spritzlochknorpel und Hyomandibulare in die Tiefe steigt, um die Gefäße der Pseudobranchie abzugeben, die, wie ich

desshalb die Auffassung GEGENBAUR's von dem ursprünglichen Zusammenhang des Quadratum mit dem Cranium für nicht begründet halten, um so weniger, als sie sich nur noch bei den Notidaniden finden soll, und diese, was auch GEGENBAUR davon denken mag, sehr wesentliche Umgestaltungen in ihrem ganzen Kieferapparat, gegenüber den anderen Haien, und vor Allem gegenüber den Rochen erlitten haben. Dass sie 6 resp. 7 volle Kiemenspalten bewahrt haben, ist zwar gewiss ein Zeichen archaistischer Natur — aber es beweist nicht entfernt, dass nicht andere Bildungen ihres Körpers stärkere Veränderungen durchgemacht haben könnten, als bei anderen Selachiern.

Wenn man also die Spitze des sog. Palatinum als die dorsal höchste Region des Kieferbogens betrachten darf, so fragt man wieder, wesshalb sie so weit nach vorn gerathen sei, resp. nach unten, während doch die Basalia der übrigen Kiemenbogen nach oben und hinten sich biegen. Eine Antwort erhält man nur durch den sehr vagen Hinweis auf »Anpassung«. Aber durch diese Abweichung des Palatinum gerieth das Quadratum in die Nähe des Hyomandibulare, und nun also, da ja sonst der Kieferbogen in der Luft geschwebt hätte, erfolgt eine Verbindung mit dem oberen Mittelstück des Hyoidbogens. Es ist freilich noch nachzuweisen, wie diese Berührung sich gemacht habe, aber wenn wir annehmen, dass hier in der That eine Kiemenspalte ausgefallen sei, dass die zu ihren beiden, sie begrenzenden Bogen gehörigen Portionen des Constrictor superficialis verschmolzen seien — obschon eine entsprechende

---

schon früher hervorhob, zweifellos homolog mit der Spritzlochkieme der Selachier und Ganoiden, und n i c h t mit deren Kiemendeckelkieme ist. Der Spritzlochknorpel der Teleostier ist anfänglich ein einfacher Knorpelstab, ohne jede Verbreiterung. Bald nach seiner Anlage erfährt er aber eine Complication an seinem unteren, vorderen und inneren Theil durch die Anlagerung des Oberkieferknorpels. Diese Anlagerung ist so nah, dass eine Ankylose entsteht, und, obschon die Regelmäßigkeit der Knorpelzellen des ursprünglichen Spritzlochknorpels noch lange ungetrübt bleibt, so wird doch in späteren Stadien die Verbindung beider Knorpel so intim, dass man sie leicht für e i n e n Knorpel ansieht.

Im knorpligen Zustande also trägt der Spritzlochknorpel sowohl den Unterkiefer wie den Oberkiefer; seinerseits legt er sich aber dicht an das Hyomandibulare an, welches wiederum das Hyoid trägt.

Will man nun diesem Complex von ursprünglichen knorpligen Visceralbogen Namen beilegen, die von den Knochen herstammen, so mag man das versuchen; man wird aber zu Unzuträglichkeiten gelangen, da die Knochen nicht den Knorpeln genau entsprechen. Man könnte den Spritzlochknorpel eben so gut Quadratum, wie Symplecticum nennen: besser ist es also, ihm den provisorischen Namen Spritzlochknorpel zu lassen, der wenigstens seine morphologischen Beziehungen andeutet. Und damit fällt auch das Recht, den Oberkiefer der Selachier Palato-Quadratum zu nennen.

Fascie fehlt — so können wir es doch einmal vor der Hand für möglich halten.

Nun beginnt also durch die Bandverbindung des Unterkiefers mit dem Hyomandibulare ein neuer Zug auf diesen Skeletttheil zu wirken. Was wird die Folge sein? Zunächst wird die Musculatur, die ihn stützte, sich verstärken müssen; eben sowohl der Constrictor, als vor allen Dingen der Adductor und die Interarcuales müssten sich steigern. Statt dessen aber fällt der Adductor aus, die Interarcuales sind unbedeutend, wenn sie überhaupt noch in einigen Bündeln wieder zu erkennen sind; und es erlangen die proximalen dorsalen Partien des Interbranchialis eine außerordentliche Entfaltung, bilden den sog. Hebemuskel des Hyomandibulare, und veranlassen die mächtigere Ausbildung des Knorpels.

Dieser Knorpel soll aber, nach GEGENBAUR'scher Auffassung nur in seinem untersten Stück wachsen, in dem Mandibularfortsatz. Es ist dies Wachsthum, welches »compensativ« die Reduction des eigentlichen Körpers des Hyomandibulare nach sich ziehen soll. Der Körper des Hyomandibulare trug aber normalerweise Kiemenstrahlen, und trägt sie bei allen Haien. Seine vermeintliche Reduction zu Gunsten des Mandibularfortsatzes bei den Rochen soll aber zur Folge haben, dass nicht nur der Körper des Hyomandibulare, sondern auch die Kiemenstrahlen fortfallen, und dass eine totale Scheidung des oberen Hyoidbogentheils, also des zum Mandibularfortsatz umgewandelten Hyomandibulare und des unteren, des bei den Rochen allein noch Kiemenstrahlen führenden Abschnittes zu Stande kommt. Warum aber, fragt man, konnten die Kiemenstrahlen nicht bei den Rochen eben so gut erhalten bleiben, wie bei den Haien? Der Hebemuskel hebt das Hyomandibulare der Haie doch so gut, wie das der Rochen, wenn also die ersteren Kiemenstrahlen behielten, warum nicht die zweiten?

Nun finden sich aber noch dazu wie am ventralen so am dorsalen Theil des Hyoidbogens Kiemenstrahlen. Wie erklärt sich das?

»*Nimmt man am Hyomandibulare eine Vergrößerung des Mandibularfortsatzes an, so wird das untere Hyoidstück an dem hinteren Rande des Hyomandibulare in demselben Maße emporrücken, als jener Fortsatz sich ausgedehnt hat. Erfährt der Fortsatz eine mit dem Hauptstücke gleichartige Umbildung, so wird er um so mehr als das eigentliche untere Ende des Hyomandibulare erscheinen, als das untere Stück des Zungenbeinbogens eine dem Hyomandibulare ungleichartige Richtung der Differenzirung eingeschlagen hat.*«

Dieser Satz ist mir unverständlich geblieben, so oft ich auch

versuchte, mir die Meinung GEGENBAUR's klar zu machen. Das ist um so bedauerlicher, als gerade auf diesen Satz Alles anzukommen scheint, da von ihm aus das Verständnis dieses Knorpels bei den Rochen gewonnen werden soll.

Denn l. c. p. 176 heißt es: »*Die Gliederung der Kiemenbogen der Rochen ist eine ererbte Organisation. Sie kommt den Rochen in wesentlich gleicher Weise wie den Haien zu. Die Gliederung des unteren Zungenbeinstückes der Rochen ist aber nicht von der gemeinsamen Selachier-Stammform her ererbt worden, denn sie fehlt bei den Haien und zeigt sich selbst bei den Rochen auf verschiedenen Stufen. Wir werden sie demgemäß als innerhalb des Rochenstammes erworben betrachten müssen.*«

Dass GEGENBAUR nicht gefühlt hat, in welche Widersprüche er sich verwickelt durch solche Behauptungen, ist schwer begreiflich. Wenn die Theilung des Hyoidbogens in Hyomandibulare und wirkliches Hyoid erst bei den Rochen vor sich gegangen sein soll, während die Haie davon nichts zeigen, wenn aber andererseits l. c. p. 175 behauptet wird, dass »mit Bezug auf die Verbindung des Hyoidstückes mit dem primitiven Hyomandibulare die Verhältnisse der Teleostier und Ganoiden in die bei den Rochen gegebenen Zustände sich einreihen«, so folgt daraus, dass Ganoiden und Teleostier sich von den Rochen herleiten, nicht von den Haien oder den gemeinsamen Vorfahren beider — eine Folgerung, die man nur anzudeuten braucht, um ihre Unwahrscheinlichkeit sofort einzusehen. Auf p. 184 u. 185 bemüht sich GEGENBAUR, die Verschiedenheit der Hyoidbildungen der Haie und Rochen durch die Ausdehnung der Brustflossen der letzteren zu erklären, und die Ausdehnung des mit dem Unterkiefer in Verbindung getretenen Hyomandibularstückes auf die Querstellung der Kiefer zurückzuführen. Die Horizontalstellung derselben soll dann wieder das Emporrücken des unteren Hyoidstückes verursacht haben etc. — kurz und gut, es werden Folgerungen über Folgerungen gebaut, von denen eine immer beweisloser ist als die andere, und dies Alles einer sehr verbreiteten, aber wie mir scheint verfehlten Vorstellung zu Liebe, welche sich von Anbeginn der eigentlichen vergleichenden Anatomie her durch alle Hand- und Lehrbücher, durch alle Monographien und »Beiträge etc.« hindurchzieht, dass nämlich das Skelett der Wirbelthiere die sicherste Grundlage für eine einheitliche Auffassung abgäbe, dass in dem sog. Achsenskelett der feste Halt gegeben sei, von dem aus alle einzelnen Aus- und Umbildungen zu verfolgen seien, während »die Weichtheile« sich diesen Umformungen »anschließen«.

Wie diese Vorstellung entstand und wachsen konnte, das begreift sich vielleicht, wenn man bedenkt, dass die vergl. Anatomie im Wesentlichen entstanden ist durch die Betrachtung der Fossilien; die fossilen Reste der Wirbelthiere sind Knochen und Zähne, aus ihnen allein ist man im Stande gewesen, vorweltliche Thiere zu reconstruiren, Skelette ließen sich überdies dauernd bewahren und ohne Hilfe verwickelter mikroskopischer Untersuchungsmethoden beschreiben, und so bildete sich die vergleichende Anatomie zum Theil aus dem Bestreben, einzelne Knochen fossiler Natur zu einem ganzen Thiere zu reconstruiren. Es ist nicht wunderbar, dass eine an sich höchst bedeutende und große geistige Fähigkeiten beanspruchende Disciplin dieselben Mittel und Wege, auf denen es gelang, so bedeutende Werke, wie CUVIER's Ossemens fossiles zu schaffen, auch weiterhin benutzte, um neue Räthsel zu lösen und über die ursprünglichen Ziele hinaus liegende Aufgaben zu bewältigen. Sie hat auch hervorragende Leistungen zu Stande gebracht, wo sie sich instinctiv in den Grenzen hielt, die ihr zukamen; aber für die modernen genealogischen Probleme reicht diese Methode nicht mehr hin und muss einer anderen weichen.

Ich habe in der »Einleitung« zur IV. Studie (diese Zeitschr. Bd. V p. 102) hervorgehoben, welche Ausdehnung eine wirklich reformatorische Arbeit auf dem Gebiet der Wirbelthier-Morphologie annehmen muss, wie Organ für Organ zu behandeln ist, und wie dabei aus jedem einzelnen Organ nicht nur für dieses selbst, sondern auch für alle anderen Aufklärung, resp. neue Probleme quellen. Ich kann daher um so weniger in die Illusion gerathen, als seien mit Erörterungen, wie die vorstehenden, alle Fragen erschöpft, welche die Kiefer und den Zungenbeinbogen betreffen, behalte mir vielmehr ausdrücklich vor, auf diese Bildungen von Neuem zurückzukommen, wenn ich eben sowohl andere Organe des Selachierkörpers, als auch dieselben Organe der Teleostier, Ganoiden, Amphibien, Cyclostomen etc. in den sich immer weiter spannenden Kreis meiner Erörterungen ziehen werde. Diese »Studien« sind — ich kann das nicht oft genug wiederholen — nur eine Art »Vorläufiger Mittheilungen«, in denen ich freilich nicht von der Sucht geplagt erscheinen möchte, mir das Eigenthumsrecht zufällig gemachter Beobachtungen zu sichern, sondern die als »Vorläufer« einer umfassenden Darstellung der Fabrik und Genese des ganzen wunderbaren Gefüges des Wirbelthierorganismus in seiner auf- und absteigenden Entwicklung gelten sollen, wie sie sich mir als Resultat vieljähriger Nachdenkens und Forschens gezeigt hat.

Ich binde mich darum auch nicht an irgend welche positive Deu-

tung der hier behandelten Verhältnisse: die Schwierigkeit ist so groß, dass noch viel angestrengte und vorsichtigste Forschung erforderlich ist, ehe die wirkliche Constitution des Kiefer- und Hyoidapparates erkannt werden wird. Mir reicht es an dieser Stelle aus, die Illusion bekämpft zu haben, als wüssten wir bereits das, was wir suchen, und als wäre irgend eine der existirenden Auffassungen im Stande, uns von den weit zurückliegenden Vorgängen Rechenschaft zu geben, welche den Wirbelthiermund in seiner heutigen Composition zu Stande gebracht haben.

Ich fahre desshalb auch unbeirrt fort, die herrschenden Deutungen weiterer Kritik zu unterwerfen und wende mich jetzt zur

6. Entstehung des Spritzlochknorpels.

»*Über die Verhältnisse des Knorpels bei den Rochen hat zuerst Henle (Narcine 1834) genauere Thatsachen bekannt gemacht, nachdem ihn Rosenthal von Torpedo abgebildet hatte. J. Müller wies diesen Knorpel in größerer Verbreitung bei den Rochen nach. Stannius gedenkt des Vorkommens desselben bei manchen Haien, z. B. bei Squatina. Die Verschiedenheit der weiter unten zu berücksichtigenden Meinungen hinsichtlich der Deutung dieses Knorpels lassen ihn den in ihren Beziehungen zu anderen Skeletttheilen problematischen Gebilden beizählen.*« (Gegenbaur l. c. p. 197.)

Dieser letzteren Äußerung muss ich mich sogar auch jetzt noch anschließen, trotz Gegenbaur's eigenem Versuch, die Spritzlochknorpel als zum Kieferbogen gehörige Knorpelstrahlen zu betrachten, denn diese Deutung schwebt in der Luft und wird durch die embryologische Untersuchung nicht gestützt.

Nach Gegenbaur (l. c. p. 203) sind die Hauptkriterien, die ihn bei seiner Deutung führen:

»*1) Das Vorkommen mehrerer, einander gleich gestalteter Knorpel bei den Haien; 2) Beziehungen dieses Knorpels zu einer Kieme; 3) Beziehungen derselben zu einem Bogen des Visceralskelettes.*«

Gegenbaur schwächt das erste und zweite Argument gleich selbst ab, indem er darauf hinweist, bei den Notidaniden bestehe zwar eine Spritzlochkieme von ca. 12 Blättchen, aber keine Spritzlochknorpel. Freilich soll es sich da um eine Rückbildung handeln, die allerdings wahrscheinlich ist, aber damit auch das Argument selbst rückbildet. Was dann die Beziehung zu einem Visceralbogen angeht, so sieht Gegenbaur dieselbe in der Anlagerung der betr. Knorpel an das

Quadratum. Aber auch hier muss er gleich wieder Einschränkungen zugeben, da er selbst (p. 200 u. 204) Beziehungen zum Hyomandibulare beschreibt, die freilich durch allerhand andere Annahmen als secundär erworbene ausgegeben werden.

Ich habe diese Knorpel untersucht an *Scyllium canicula* und *catulus*, *Pristiurus*, *Mustelus*, *Raja* und *Torpedo*. Bei all diesen Formen wird der — denn es findet sich von Anfang an immer nur ein einziger — Knorpel als Platte angelegt, welche in der vorderen Wand des Spritzloches sich findet (Fig. 5, 6 *a—d Spiraculare*).

Bei *Mustelus* ist der Knorpel klein und unbedeutend, bei *Pristiurus* beträchtlich groß, am größten bei *Raja* und *Torpedo*. Seine Lage ist immer zwischen dem Levator maxillae superioris und der vorderen Wand des Spritzlochsackes. Aber die Lage hat noch eine Eigenthümlichkeit, welche nicht verschwiegen werden darf. Der Knorpel liegt nämlich immer *vor* dem gesammten Blutgefäßapparat der Spritzlochkieme, und unterscheidet sich dadurch sehr wesentlich von den Kiemenstrahlen der übrigen Visceralbogen incl. der Strahlen des Hyoidbogens. Letztere liegen immer so, dass sie die Arterie des betr. Bogens vor sich lassen; die Arterie wird eingefasst von den Kiemenstrahlen und von dem M. interbranchialis des betr. Bogens. Die Arterie der Spritzlochkieme liegt aber hinter dem Knorpel, nicht umgekehrt.

Damit ist also ein Unterschied gegeben, der sich um so weniger wegdeuten lässt, als die embryonale Entstehung keinen Anlass giebt zur Deutung des Spritzlochknorpels als verschmolzener Knorpelradien. Wäre diese Auffassung gegründet, so müsste vor Allem im Embryo ein Vergleichspunkt mit den übrigen Kiemenstrahlen gefunden werden; ganz im Gegentheil aber findet sich ein beträchtlicher Unterschied. Gegenbaur sagt p. 203: »*Die Spritzlochknorpel bei Centrophorus, Acanthias und Scymnus stellen sich als Kiemenstrahlen dar. Obgleich sie nicht alle unmittelbar dem Kieferbogen aufsitzen, so sind sie ihm doch nahe genug gelagert, um in Beziehung zu ihm erkannt zu werden. Wenn eine geringere Ausbildung der Radien bei vielen Haien selbst an den fungirenden Kiemenbogen vorkommt, so ist um so mehr für eine rückgebildete Kieme eine Rückbildung der Radien zu erwarten. Bei den übrigen Haien mit Spritzlöchern tritt eine bedeutendere Reduction auf, da nur ein einziger, in seiner Form verschiedenartig modificirter Knorpel fortbesteht. Mit den einzelnen Strahlen der Spritzlochkieme von Acanthias oder Centrophorus verglichen ist der einzige Radius der anderen Haie vergrößert und aus der schmalen*

Radiengestalt in die Plattenform umgebildet, so dass er derselben Fläche entspricht, die vorher durch mehrere Radien gebildet wurde. Es liegt desshalb der Gedanke an eine Verschmelzung einzelner Radien nahe, allein einer solchen Annahme fehlen die thatsächlichen Grundlagen, so dass ich vorziehe, den einzigen Spritzlochknorpel von Squatina, Scyllium etc. durch Verbreiterung eines einzigen Radius entstanden zu denken. Ein Radius erscheint auf Kosten der anderen vergrößert und nimmt nach gänzlicher Rückbildung der anderen die Stelle derselben ein. Die Form des Spritzlochknorpels bei einigen Haien, z. B. bei Pristiurus, spricht sogar deutlich (?) für die Entstehung aus einem einzigen Strahl. Die bei den Rochen sich findenden Modificationen sind dann aus dieser Knorpelplatte hervorgegangen anzusehen, und nur für die electrischen Rochen bestehen Gründe, die bei ihnen gegebenen Einrichtungen von zwei discret bleibenden Radien abzuleiten.«

Wesshalb mehr »thatsächliche Grundlagen« für die Annahme bestehen sollen, der Spritzlochknorpel sei durch Verbreiterung eines einzigen Knorpelstrahls als durch Verschmelzung mehrerer hervorgegangen zu denken, ist mir unerfindlich. Weder die eine noch die andere Annahme hat »thatsächliche Grundlagen«. Die Thatsachen der embryonalen Entstehung des Spritzlochknorpels stehen allen Vergleichen mit Kiemenstrahlen entgegen (Fig. 5 u. 6 *Spr.*). Der Knorpel verdichtet sich aus dem Mesodermgewebe zu einer Zeit, da bereits alle übrigen Knorpel des Kiemen- und Kieferskelettes angelegt sind; sein Entstehungsort ist sehr weit vom Oberkiefer entfernt, eben so ist er vom Hyomandibulare durch die Spritzlochspalte vollständig getrennt; alle Beziehungen zu diesen beiden Knorpeln sind secundäre. Die sehr verschiedene Größe des Spritzlochknorpels schon im Embryo der einzelnen Selachier, sein Zugrundegehen bei den Notidaniden, deren Embryonen ich mir leider trotz angestrengtester Bemühungen noch immer nicht habe beschaffen können, deuten vielleicht darauf hin, dass es sich um einen Knorpel handelt, dessen Bestehen schon lange nicht mehr essentiell für die Function der Spritzlochkieme ist, seine Lagerung vor der Arterie lässt sogar annehmen, dass er von Hause aus eher mit einem Stücke eines Kiemenbogens selbst zu vergleichen ist, als mit Knorpelstrahlen. Welchen Kiemenbogen er aber eventuell angehört haben mag, bleibt um so mehr zweifelhaft, als die Veränderungen der vordersten Bogen so außerordentliche sind, wie sie selbst durch die Einsicht, der Mund sei aus verschmolzenen Kiemenspalten entstanden und die Hypophysis sei eine aus vorderen Kiemenspalten hervorgegangene Bildung, noch nicht erschöpft und darum auch noch nicht klar begriffen werden können.

Auf p. 31 habe ich in der Anmerkung hervorgehoben, dass ein Homologon des Spritzlochknorpels der Selachier im primitiven Knorpelskelett der Teleostier-Embryonen sich vorfindet: die Beziehungen, die dieser Knorpel zu den Kiefern und zum Hyomandibulare eingeht, schließen die Hypothese GEGENBAUR's um so mehr aus, als bei den Teleostiern in der Spritzlochkieme (Pseudobranchie) eigene Knorpelstrahlen existiren. Doch behalte ich mir vor, diese Verhältnisse in der IX. Studie ausführlicher zu behandeln.

Ich wende mich nun zu einer anderen Reihe von Erscheinungen, welche durch genaues Prüfen der embryonalen Verhältnisse etwas mehr Licht in all diese Fragen werfen können.

7. Entstehung und Bedeutung des sog. M. adductor mandibulae.

Wie schon die Musculatur des Hyoidbogens schwierige und anomale Verhältnisse darbot, so darf man von vorn herein erwarten, dass die Kiefermusculatur noch verwickeltere Beziehungen offenbaren werde — und diese Erwartung täuscht nicht im geringsten. Handelt es sich doch um den größten und stärksten Muskel des ganzen Visceralbogensystems, dem noch dazu eine der wichtigsten Aufgaben der gesammten Musculatur des Haifischkörpers zukommt: für die Erfassung und Zerkleinerung der Nahrung des Thieres zu sorgen.

Die vergl. Anatomie hat diesen Muskel, wie wir oben sahen, als homodynam den Adductores arcuum visceralium betrachtet, die wir oben in ihrer so charakteristischen Entstehungsweise kennen gelernt haben. Die gewaltige Größe des Kaumuskels schien den Vergleich zu erschweren, denn die Adductores arcuum sind winzige Muskeln beim ausgewachsenen Thiere; indess die Umwandlung der Kiemenfunction zur Kaufunction ließ begreiflich erscheinen, dass der kleine Adductor eben allmählich im Anschluss an die neue Dignität sich seiner Rolle gewachsen gezeigt und entsprechende Dimensionen erlangt habe [1]. Auch der nicht minder auffallende Umstand, dass die Insertion der Adductores arcuum immer höchst charakteristisch auf der Innenseite der beiden Mittelstücke der Kiemenbogen und statt an Vorwölbungen des Knorpels

[1] »— Die Volumsverschiedenheit geht aus der Anpassung des Muskels an den zu bewegenden Skeletttheil hervor —« (GEGENBAUR, l. c. p. 210). Mir scheint, als müsste umgedreht geschlossen werden, dass die Größe des Skeletttheils durch den Umfang und die Leistung des Muskels bedingt sei, und beide in gleichen Proportionen sich entwickeln.

vielmehr in Gruben Platz griff, hielt die Deutung nicht auf: die »Anpassung« an die Kaufunction ließ erwarten, dass auch in der Insertion Veränderungen eintreten würden, die schließlich freilich so weit gingen, dass die vermeintliche ursprüngliche Insertion ganz aufgegeben, und der Kaumuskel an den äußeren Flächen statt an den inneren der Kiefer sich festsetzte. Darüber giebt das »Kopfskelett der Selachier« p. 210 lehrreiche Auskunft, ja die Homologisirung des Kaumuskels mit den Adductores arcuum wird für so zweifellos angesehen, dass sie sogar als Beweis für die Homologisirung des sog. Kieferbogens mit den Kiemenbogen ins Feld geführt wird, — woraus sich denn natürlich ein trefflicher Circulus vitiosus ergiebt. Der Monograph der Visceralbogenmusculatur der Selachier, Vetter, schloss sich durchaus den Doctrinen seines Lehrers an (Kiemen- und Kiefermusculatur l. c. 446); wo die übrigen typischen Visceralbogenmuskeln, die M. interbranchiales, der Constrictor etc. geblieben seien, — das ward nicht untersucht.

Die Rechnung ist aber wiederum ohne die Embryologie gemacht worden, — und so stimmt sie denn auch nicht, wie wir jetzt sehen werden.

Auf p. 9 ff. habe ich einige Andeutungen darüber gemacht, wie schwierig die Deutung der Kopfhöhlen mit Bezug auf die aus ihnen resultirenden, gleichwerthigen Muskelpartien sei. So scharfsinnig auch die Auseinandersetzungen sind, welche wir ihrem ersten Entdecker Balfour und den beiden auf ihn folgenden Bearbeitern dieser wichtigen Bildungen, Marshall und Van Wijhe, verdanken, so erschöpfen sie doch bei Weitem weder den beobachtbaren Thatbestand, noch auch den Problemgehalt desselben.

Ich möchte zunächst im Anschluss an Van Wijhe nochmals hervorheben, dass die Visceralbogenhöhlen nicht etwa als ventrale Ausstülpungen der Kopfhöhlen betrachtet werden dürfen; sie sind vielmehr von Anfang an integrale Stücke der Leibeshöhle, welche von sich im Rumpfe die Myotome abschnürt, behufs Bildung der Leibesmusculatur, während ihre ventrale Portion als definitive Leibeshöhle erhalten bleibt und die Wandungen der Peritonealhöhle abgiebt. Wir werden in späteren Erörterungen bei der Darstellung der Entwicklung der Leibes- und Extremitätenmusculatur Kriterien zu gewinnen suchen, um festzustellen, wie weit Van Wijhe Recht hat, wenn er die sog. dorsalen Partien der Kopfhöhlen als den Myotomen (Urwirbeln) serial gleichwerthig erachtet. Hier aber kann ich einer anderen von ihm nachdrücklich hervorgehobenen Thatsache nur vollständig beistimmen, dass die Visceralbogenhöhlen ventral von vorn herein mit der Pericardialhöhle, also dem vordersten Theil der Leibeshöhle, communiciren, in der That also nur die

röhren- oder schlauchartigen seitlichen Fortsetzungen derselben sind, die eben nur durch die Bildung der Kiementaschen aus ihrer Continuität herausgerissen werden.

Ich hebe diesen Umstand darum hervor, weil man sonst leicht verleitet werden könnte, den dorsalen Theilen der Kopfhöhlen eine größere Selbständigkeit zuzumessen, als den ventralen Partien derselben, und die Lagerungsbeziehungen der eigentlichen Visceralbogenhöhlen zu ihren dorsalen Theilen — von VAN WIJHE als Myotome angesehen — zu allerhand Bestimmungen der Zahl und Bedeutung zu benutzen, die ihnen meines Erachtens nicht zukommt. Ganz à priori betrachtet scheint es gar kein Bedenken zu haben, ventrale Ausstülpungen dieser Höhlen sich vorzustellen, denen keine dorsale Bildung mehr entspricht, wie man dorsale annehmen kann, die ohne zugehörige ventrale Abtheilung bestehen. Man braucht sich nur zu denken, dass Organe, denen aus diesen Höhlen Musculatur zu Theil ward, nur noch ventral erhalten geblieben sind, um zu begreifen, dass auch nur noch ventralwärts die betreffenden Muskeln aus irgend einer der Visceralbogenhöhlen, ja meinethalben auch nur aus den Wänden des Pericardiums, sich differenziren, ohne dass dorsalwärts eine Spur hiervon erhalten geblieben. So sehr man bisher auch geneigt und gewohnt gewesen ist, die Zahl der Urwirbel als die Ultima ratio aller von Hause aus segmental angelegten Abschnitte des Wirbelthierkörpers anzusehen, so wird man doch allmählich nicht umhin können, zuzugeben, dass auch ventralwärts Dinge sich zugetragen haben, welche auf die Existenz von Segmenten schließen lassen, denen weder durch Urwirbel noch überhaupt durch irgend welche dorsale Gliederung Rechnung getragen wird. Der Rücken der Wirbelthiere hat eben auch so gewaltige Eingriffe und Veränderungen erlitten, dass seine embryonale Bildung und Composition nicht ohne Weiteres als getreues Abbild seiner ehemaligen Composition zu betrachten ist.

Und gerade bei der Bildung der Kiefermusculatur werden wir auf Verhältnisse geführt, die sich ohne eine solche, durchaus berechtigte Anschauungsweise nicht verstehen lassen würden.

Aus den Arbeiten BALFOUR'S, MARSHALL'S und VAN WIJHE'S ist bekannt, dass die Kieferhöhle die ventrale Verlängerung des zweiten dorsalen Myotoms bildet, wenn ich einstweilen diesen VAN WIJHE'schen Ausdruck beibehalten darf. Dieses zweite Myotom zeichnet sich vor allen übrigen durch ganz besondere Größe aus. Es zeigt sich aber noch eine andere Eigenthümlichkeit, auf die VAN WIJHE kurz hingewiesen hat: es wird von dem Trigeminus-Stamm gekreuzt. Ich finde, dass

diese Kreuzung zur Folge hat, einen hinteren Theil von einem größeren vorderen abzuschnüren. Was dieser Vorgang zu bedeuten hat, lasse ich dahingestellt sein. Später erkennt man deutlich, wie der dorsale Theil dieser Höhle oder dieses Myotomes — ich lasse wiederum dahingestellt, ob diese Benennung zutrifft — sich nach vorn begiebt und aus sich den M. obliquus superior des Augapfels hervorgehen lässt. Davon indess werden wir später genauer handeln.

An dieser Stelle interessirt uns vielmehr die ventrale Partie, die eigentliche Kieferhöhle. Ich erwähnte schon oben, p. 11, wie merkwürdige Complicationen und Varianten an diesem Theil vorkommen. Es ist schwer, diesen Verhältnissen durch Beschreibung beizukommen — es ist aber fast eben so schwer, sie durch Abbildungen zu erläutern. Gegenüber den anderen Kiemenhöhlen zeichnet sich die Kieferhöhle durch bedeutendere Breite und durch allerhand Biegungen und kurze Ausstülpungen aus.

Wenn sie sich noch nicht abgeschnürt hat, ist sie an ihrem Anfang, d. h. proximal dem dazu gehörigen Myotom (Van Wijhe) ziemlich breit. Sobald sie sich aber abschnürt, ist der obere Theil schmal, das Lumen wird fast unscheinbar. Dagegen ist sie von Anfang an sehr breit auf ihrer mittleren Strecke. Hier scheint sich frühzeitig eine Art von separater Höhle zu bilden, welche aber einen Theil der Wandungen der ursprünglichen Höhle gleichfalls in Anspruch nimmt. Der Theil der Kieferhöhle dagegen, welche zunächst der Spritzlochspalte liegt, verdickt sich von Anfang an beträchtlich. Gegen die Bauchseite zu verschmilzt die ganze Kieferhöhle mit dem entsprechenden Abschnitt der Hyoidhöhle, d. h. sie verlaufen neben einander, sich z. Th. berührend und verschmelzend zur Mittellinie. wo nicht mehr zu sagen ist, welche Zellen den Höhlen, welche den vorderen Partien des Pericardium angehören.

Sehr bemerkenswerth ist aber noch, dass ein Verstärkungsbündel dieser ganzen Muskelpartien frühzeitig von der sog. ersten Kopfhöhle an die Basis der Kieferhöhlenwandung sich begiebt. Ich erwähnte dasselbe bereits auf p. 11. Man sieht dasselbe nicht mit gleicher Deutlichkeit an allen Embryonen. An einigen vielmehr erkennt man, wie eine hintere Partie der ersten Kopfhöhle sich abschnürt — sie liegt der Bauchseite näher als der Rückenseite — und in nächster Nähe des oberen Endes der Kieferhöhle liegen bleibt. Anfänglich ist ein deutliches Lumen vorhanden, erst allmählich verstreicht es. Wir werden diese Bildung bald weiter verfolgen.

Betrachten wir nun die Umwandlungen all dieser Bildungen, so

werden wir gewahr, dass sie durchaus nicht nach dem Schema der bereits bekannten Kiemenhöhlenentwicklung sich gestalten. Zunächst ist schon durch das Ausbleiben der normalen Blutgefäßbildungen der Anlass zu einer Scheidung der Muskelmasse in distale und proximale Portionen weggefallen. Die ganze Masse der Kieferhöhlen entwickelt sich vielmehr zu einem compacten Muskelcomplex, und dieser Muskel bleibt außen von der zugehörigen Knorpelmasse, den Ober- und Unterkieferknorpeln, liegen. Es durchbricht also weder der Unterkiefer noch der Oberkiefer die Kiefermusculatur, um eine proximale Portion von der distalen zu trennen — es wird also auch kein Adductor im Sinne der Adductores arcuum branchialium gebildet. Hierin verhält sich die Kiefermusculatur der Hyoidmusculatur durchaus gleich. Nur die dem Spritzloch nächstliegende Portion des gesammten Muskelschlauchs erlangt bei ihrer Differenzirung von dem übrigen Theil eine Insertion auf der inneren Fläche des Oberkiefers — aus ihr wird der Levator maxillae superioris. Die ganze übrige Masse geht in die Bildung des sog. Adductor mandibulae auf, und die Insertion dieses Muskels findet statt an dem äußeren und oberen Rande des Oberkiefers und an dem äußeren und unteren Rande des Unterkiefers.

Die vorderste Partie des ganzen Muskels, welche aus der obersten basalen Portion der Kiemenhöhle hervorgeht, also dem dorsalen Theil der ganzen Kopfhöhle am nächsten lag, ist schmal und gewinnt ihre Insertion in der Nähe des Auges. Von dort geht später ein besonderer Muskelbauch als Verstärkung an den Kaumuskel: es ist der von VETTER beschriebene M. levator labii superioris (l. c. p. 446 ff.).

Es ist mir noch nicht gelungen, festzustellen, ob dieser Muskel aus jenem in den Kieferbogen hinüberragenden Stück der ersten Kopfhöhle herstammt oder ob er nur die höchste Partie der Kieferhöhle selbst darstellt. Beide Entwicklungsmodi würden viel zu denken geben, da es sich bei diesem Muskel, wie schon VETTER entwickelt, offenbar um einen ursprünglich dem Kaumuskel nicht zugehörigen Theil handelt. Ich hoffe, auf diese Frage bald zurückkommen zu können.

Aus den geschilderten Entwicklungen geht nun hervor, dass der Kaumuskel nicht mit den Adductores arcuum homologisirt werden kann. Die essentielle Eigenschaft dieser letzteren ist, durch die Knorpelbildung von dem Rest des Muskelschlauchs abgetrennt zu werden und auf die innere Seite des Knorpels zu gerathen. Genau das Gegentheil findet bei der Entwicklung des Kaumuskels statt. Die proximale Partie des Kaumuskels bleibt vielmehr mit der distalen eng verbunden, und beide zusammen bilden den Muskelbauch des sog. Adductor mandibulae.

Hieraus folgt, dass man viel mehr Recht haben würde, den Kaumuskel als Stück des Constrictor zu betrachten, wenn nicht überhaupt ganz andere Verhältnisse als wirksam gedacht werden müssten, die zu dieser auffallenden Bildung geführt haben. Zu diesen auffallenden Verhältnissen gehört aber noch folgender Umstand.

Betrachtet man den Kaumuskel in späteren Stadien, so wird man gewahr, dass die Fasern der distalen Partie nicht direct von dem Oberkiefer auf den Unterkiefer übergreifen, vielmehr an eine dazwischen gelegene Fascie sich inseriren (Tafel 2 Fig. 4). Diese Fascie erkenn man besser bei den Haien als bei den Rochen, da bei letzteren der Kaumuskel überhaupt verhältnismäßig klein ist. Sie gleicht den Fascien, welche zwischen den Muskelpartien des Constrictor mitten inne liegen, wo die Theile des einen Kiemenbogens an die des anderen anstoßen. Diese Fascie (Fig. 4 *f*) liegt in der Verlängerung nach beiden Seiten der Mundspalte.

Die Schwierigkeiten, sich den Ober- und Unterkiefer als hervorgegangen aus einem umgewandelten Kiemenbogen vorzustellen, werden also durch die Gestaltung der Musculatur keineswegs erleichtert, wie Gegenbaur meint, im Gegentheil, sie werden vermehrt.

Ich habe nun nachzuholen, was die Embryologie über den Verbleib der zwischen Hyoidbogen und Hyomandibulare wahrscheinlich ausgefallenen Kiemenspalte zu sagen hat.

8. Entstehung und Bedeutung der Glandula thyreoidea.

Die Schilddrüse theilt mit der Thymus das Schicksal zu den räthselhaftesten Organen des Wirbelthierkörpers zu gehören. Der Structur nach lange bekannt, ist doch über ihre Function noch heute beträchtliches Dunkel gebreitet, nachdem die allerwidersprechendsten Vermuthungen darüber beigebracht worden. Aber auch über die Entstehung des Organs streitet man sich noch sehr, und die phylogenetische Deutung ist bisher nur von einem einzigen Forscher (W. Müller, Entw. der Schilddrüse, Jenaische Zeitschr. f. Medicin 1871) versucht worden, der in der Schilddrüse eine Umbildung der Hypobranchialrinne des *Amphioxus* und der Tunicaten erblickt — mit welchem Rechte werden wir weiter unten sehen. —

In einem frühen Stadium, ehe noch der Mund durchgebrochen oder eben erst durchzubrechen anfängt, wenn erst zwei Kiemenspalten geöffnet sind und vier überhaupt angelegt, erscheint an der vordersten ventralen Partie des Darmblattes eine kleine sackartige, solide Wuche-

rung. Sie liegt gerade in der Mittellinie und bildet die hinterste Spitze der Mundbucht. Ihr Zellmaterial aber bezieht sie, wie gesagt, aus dem Darmblatt. Auf den Seiten dieses kleinen Wulstes finden sich je eine Kiemenarterie, vor dieser die Kopfhöhle des Mandibularbogens, umgeben von Mesodermzellen.

Mit fortschreitendem Wachsthum des Embryo entwickelt sich dieser Wulst weiter in der Richtung gegen das Herz zu und erlangt die Gestalt einer langhalsigen Flasche, deren Boden aber anfängt, unregelmäßige Contouren zu zeigen. Diese unregelmäßigen Contouren sind der Ausdruck einer beginnenden Follikelbildung. Es entstehen nämlich rundliche Aussackungen am Boden jenes Wulstes, sowohl an den Seiten, wie auch oben und unten. Dieser Process geht aber rasch noch weiter, denn diese Follikel schnüren sich ab von dem Körper der Drüse — es ist klar, dass wir es hier eben mit der Schilddrüse zu thun haben — und entfernen sich von ihrem Ursprungsort. Die abgeschnürten Stücke sind nicht immer gleich groß, auch nehmen sie nicht immer dieselbe Lage ein. Anfänglich liegt der Boden der Drüse im Theilungswinkel der obersten Arterienbogen; sein Wachsthum drückt ihn unter denselben hinab, und abgeschnürte Follikel finden sich frühzeitig in dem vorderen Winkel, welchen die Arterie des zweiten eigentlichen Kiemenbogens mit dem unpaaren Arterienstamm bildet. Andere findet man an der Basis des Ursprunges der Arterie des ersten wirklichen Kiemenbogens, auch neben der Hyoidarterie kommen sie vor. Ja, ich habe Präparate, in denen Follikel der Schilddrüse sogar ventral unter den M. coracomandibularis gerathen sind.

Diese Follikelbildung wird begleitet von einem Einwachsen oder Einwandern einzelner Mesodermpartien in den Körper der Drüse, welcher dadurch den Bau traubiger Drüsen erhält. Mit dem Mesoderm treten auch kleinere Blutgefäße auf, wie denn schon oben, p. 5 erwähnt wurde, dass jederseits von der Glandula thyreoidea von Anfang an ein kleiner Arterienbogen aus der vorderen Wand der Hyoidarterie entspringt, der sich nach vorn, außen und schließlich dorsalwärts in den Hyoidkieferbogen wendet.

Die Drüse schnürt sich schließlich von ihrer ursprünglichen Einsenkungsstelle ab und geräth beim weiteren Wachsthum mehr nach hinten, so dass sie, statt zwischen Unterkiefer und Zungenbeinbogen zu liegen, vielmehr hinter den letzteren zu liegen kommt, ziemlich lang gestreckt, auch in der Breite entwickelt, aber platt bleibt, und den bekannten Bau erkennen lässt, der die Schilddrüse charakterisirt.

So geschieht es bei *Pristiurus.*

Bei *Mustelus* dagegen ist die Schilddrüse von Anfang an weniger lang als breit, eine Follikelbildung tritt viel später auf, ein Abschnüren und Herumwandern isolirter Follikel habe ich überhaupt nicht wahrgenommen.

Bei *Centrina Salvianii* ist die Schilddrüse wiederum mit *Pristiurus* zu vergleichen, frühe Follikelbildung zeichnet sie auch hier aus; ob eine Abschnürung und Wanderung von Follikeln stattfindet, vermag ich nicht zu sagen, da ich zu wenig Präparate besitze.

Ein Embryo von *Scyllium canicula* ließ deutlich abgeschnürte Follikel an der Oberseite des Arterienstieles vor dem Abgang der Hyoidarterie erkennen; die Schilddrüse entwickelt sich im Übrigen als ein langgestreckter, sehr schmaler Körper, — ganz im Gegentheil zu *Mustelus.*

Bei *Torpedo* entwickelt sich das Organ zu einem runden Convolut von Schläuchen und Follikeln, das mitten im Unterkiefer vor der Theilungsstelle des Arterienstieles gelegen ist. Abgeschnürte und vereinzelte Follikel habe ich nicht beobachtet.

Durchaus ähnlich ist der Befund bei *Raja*, wo die einzelnen Schläuche ganz besonders deutlich sind.

So weit über die erste Entstehung und Differenzirung der Glandula thyreoidea. Die Deutung dieses Befundes in phylogenetischer Beziehung erscheint mir nun nicht schwer, nachdem oben die Verhältnisse des Hyoidbogens, so weit die Blutgefäßbildung, die Musculatur und die Knorpelbildung in Betracht kam, dargestellt und erörtert ward. Offenbar haben wir es bei der Glandula thyreoidea mit dem letzten Rest der zwischen Hyoidbogen und Hyomandibularbogen zu Grunde gegangenen Kiemenspalte zu thun.

Es ist von früheren Forschern mitunter versucht worden, die Schilddrüse der höheren Wirbelthiere als Product eines abgeschnürten Kiemenspaltenpaares anzusehen, — so namentlich kürzlich von Stieda. Aber dieser Autor hat, wie schon Born hervorhob, den Thatbestand nicht vollständig erkannt, und die ursprüngliche unpaare Thyreoidea übersehen, nur die später sich dazu gesellende abgeschnürte dritte Kiemenspalte beobachtet. Auch Wölffel ist mit seinem Versuch nicht glücklicher gewesen. Andere Forscher, welche den unpaaren ventralen Ursprung der Drüse richtig erkannten, sahen gerade darin ein Hindernis, die Thyreoidea für das Äquivalent eines Kiementaschenpaares zu halten. Nur Born hat die Sache richtig entwickelt. Wie man eine zwischen Unterkiefer und Zungenbeinbogen gelegene unpaare Ausstül-

pung des Darmblattes als Kiemenspaltenrest hätte behandeln sollen, war aber kaum denkbar — es sei denn, man hätte sie als ventrale Partie der Spritzlochspalte angesehen. Dazu aber gab die gesonderte Entstehungsweise der Schilddrüse kein Recht.

Ganz anders stehe ich dem Problem gegenüber. Der oben gelieferte Nachweis von der doppelten Natur des Hyoidbogens ergiebt nicht nur das Recht sondern geradezu das Postulat, die Thyreoidea für die letzte Spur der einst hier bestanden habenden Kiemenspalte zu halten, oder aber nachzuweisen, was aus der von mir postulirten Kiemenspalte geworden sei. Es scheint dieser Deutung die unpaare Entstehung und die ventrale Lagerung der Drüse entgegenzustehen. Aber gerade die Gesammtauffassung, von der ich ausgehe, giebt eine sehr plausible Erklärung an die Hand. Dieselben Ereignisse, welche aus zwei ventral verschmolzenen Kiemenspalten den jetzigen Wirbelthiermund werden ließen, welche die Hypophysis als unpaaren, vor dem Munde gelegenen Kiemensack schufen, sie sind es auch gewesen, welche die unpaare, nach dem Bauch zusammengedrängte Anlage der Thyreoidea hervorbrachten[1].

Wir haben im Verlauf dieser »Studien etc.« schon manche ähnliche Vorgänge kennen lernen, deren Wesen darin bestand, dass bilaterale Organe auf dem Bauch und auf dem Rücken so nahe zusammengeriethen, dass sie zu einem scheinbar einzelnen unpaaren Organ wurden und auch in der embryonalen Entwicklung schon, dem äußeren Anschein nach, unpaar angelegt werden. Erst später werde ich auf die allgemeinen Processe eingehen, welche zu solcher Verschmelzung ursprünglich doppelter, bilateraler Bildungen führten. Hier will ich nur mit wenigen Worten diejenigen Argumente hervorheben, welche noch für die bilaterale Anlage der Schilddrüse am stärksten sprechen.

Vor Allem ist es von großer Tragweite, in der Arteria thyreoidea noch das wesentlichste Attribut einer früheren Kiemenbildung zu besitzen. Ihr Ursprung aus dem vorderen Winkel der Hyoidarterie, ihr Verlauf und Verbindung mit den Venen des Hyoidbogens deuten

---

[1] In einer folgenden »Studie«, in welcher das Spritzloch der Selachier und Ganoiden und die Pseudobranchie der Teleostier behandelt werden soll, werde ich auch genauer hervorheben, dass zwischen Unterkiefer und Zungenbeinbogen der Teleostier-Embryonen jederseits eine tiefe Einsenkung des Ectoderms besteht, welche ich für die letzte Andeutung des ectodermalen Theils einer hier ausgefallenen Kiemenspalte ansehe. Es ist nicht unmöglich, dass sie ursprünglich mit der Thyreoidea als entodermaler Partie der Kiemenspalte in Verbindung trat.

augenscheinlich darauf hin, dass hier einstens eine vollkommen entwickelte Kiemenspalte bestand.

Weiterhin ist es bekannt, dass die nachträgliche Entwicklung der Schilddrüse bei vielen Thieren durchaus bilateral-paarig erfolgt, wovon man sich besonders bei Amphibien leicht überzeugen kann.

Dass die Thyreoidea eben so wie die Hypophysis als Anhangsdrüse des Mundes hat angesehen werden können, ist begreiflich. Aber dieser Auffassung steht bei beiden Organen ihre frühzeitige Abschnürung von der Innenfläche des Mundepithels entgegen, und eben so ihre Structur, welche keinerlei secernirende Function erkennen lässt. Weder ein gemeinsamer noch vereinzelte Ausführungsgänge lassen sich nachweisen, was doch bei secernirenden Drüsen vor Allem erfordert wird; und so hat sich schon frühzeitig die Auffassung Bahn gebrochen, beide Organe, wie auch die Thymus, zu den »Blutgefäßdrüsen« zu rechnen. Vergleicht man schließlich noch die Follikelbildung der Thyreoidea mit den Producten der abortirenden hinteren Kiemenspalten der meisten Selachier, auf welche kürzlich VAN BEMMELEN[1] die Aufmerksamkeit gelenkt hat, so wird man eine nahezu völlige Identität der Structur gewahren, und das kann nur die hier aufgestellte Hypothese über die ursprüngliche Natur der Schilddrüse unterstützen.

Nun existirt freilich eine andere Theorie vom Ursprung der Wirbelthierthyreoidea, deren Verfasser Prof. W. MÜLLER in JENA ist. Diesem Forscher zufolge ist die Thyreoidea eine umgewandelte Hypobranchialrinne, deren Prototyp bei den Tunicaten und *Amphioxus* existirt und deren Übergangsglied zu der Schilddrüse der Fische bei *Petromyzon* besteht. Die Hypobranchialrinne der Tunicaten und das merkwürdige damit homologisirte Organ des *Ammocoetes* sind nachweislich secernirende Organe[2] — es wäre also dadurch wahrscheinlich gemacht, dass auch die Thyreoidea der Fische und höheren Wirbelthiere einstens als Drüse fungirt habe.

Wie dies Dilemma zu lösen ist, soll die nächste Studie zeigen.

---

[1] Es ist zu hoffen, dass Dr. VAN BEMMELEN bald in ausführlicherer Darstellung seine Untersuchungen veröffentlichen wird.

[2] An einer anderen Stelle habe ich Prof. A. SCHNEIDER's Angaben, dass die Thyreoidea des *Ammocoetes* secernire, in Abrede gestellt. Ich muss diese Correctur, als »in pejus« geschehen, zurücknehmen. Ist auch die Structur der Thyreoidea eine etwas andere, als jener Forscher beschrieb, und besonders die Ausführungsgänge der einzelnen Drüsenabschnitte complicirter, so bleibt doch zu Recht bestehen, dass bei *Ammocoetes* die Thyreoidea Schleim secernirt.

VIII. Die Thyreoidea bei *Petromyzon*, *Amphioxus* und den *Tunicaten*.

1. Entwicklung und Lagerung der Thyreoidea in den jüngsten Stadien des Ammocoetes.

Die erste Spur der Entwicklung der Schilddrüse gewahren wir bei jungen Larven, bei denen schon die vordersten Kiemensäcke des Entoderms sich auszustülpen beginnen. Dicht unter der ersten dieser Kiementaschen — der dem Spritzloch der Selachier und der Pseudobranchie der Teleostier (vgl. Dohrn, Urgeschichte etc. Stud. IV, Mitth. d. z. St. V. p. 48 Anm.) homologen — buchtet sich die Entodermwandung nach unten und etwas nach vorn aus, so dass es auf einem gerade durch die Mittelebene gelegten Schnitt erscheint, als endige das Entoderm in zwei nach vorn gerichtete aber im rechten Winkel divergirende Säcke, dem oberen, als der Spritzlochspalte, dem unteren, als der ersten Anlage der Thyreoidea (Fig. 9). Es ist sehr wichtig, diese ursprünglichste Lagerung beider Organe sowohl in Beziehung auf den Darm im Ganzen, wie auf einander im Auge zu behalten: ihre Bedeutung wird später klar werden.

In diesem ersten Stadium ist die Wandung der Schilddrüse eben so wie die des gesammten branchialen Abschnittes des Entoderms in ihren zelligen Elementen so wenig gesondert, dass es vor Überfüllung der Zellen mit Dotterplättchen kaum gelingt, die von Carmin tingirten Kerne, geschweige denn die Zellgrenzen zu erkennen (Fig. 18).

In den Winkel, welchen die Ausstülpung der Thyreoidea mit derjenigen des Spritzlochsackes macht, ragt Mesoderm hinein. Der Winkel wird dadurch ziemlich spitz in das Lumen des Darmes vorgeschoben (Fig. 10). Dies Mesoderm lagert sich von beiden Seiten zwischen den allmählich nach hinten vordrängenden Boden des Stomodaeums und die Vorderwand des Entoderms ein. Es ist nicht schwer darin die ersten Elemente des späteren Velum zu erkennen (Fig. 11).

In diesem ersten Stadium erkennt man noch, wie der Sack der Schilddrüsenausstülpung sich auch gegen die Bauchwandung des Entoderms durch eine stumpfwinklige Einbuchtung absetzt, eine Einbuchtung, welche indess sofort wieder verstreicht.

Es ist wichtig zu bemerken, dass in diesem Stadium schon das Herz als ein hohler Schlauch zu erkennen ist, dessen Wandungen indessen, wie alle übrigen Organe, durch dotterplättchen-erfüllte Zellen gebildet sind; auch erkennt man den Conus arteriosus, und dessen

Spaltung in zwei parallele Äste, welche denjenigen Theil der Entodermwandung umfassen, deren weitere Ausbildung in die Schilddrüse aufgeht. Diese Äste gehen vorn um die Ausstülpung der Schilddrüse herum und steigen in der Mesodermfalte, welche von den Seiten zwischen Stomodaeum und Entoderm als Velum sich einzuschieben beginnt, in die Höhe (Fig. 11). Sie sind die vordersten Branchialarterien, als solche homolog der Spritzlocharterie der Selachier. Wir werden dies Gefäß als wichtiges morphologisches Document im weiteren Verlauf dieser Darstellung noch oft zur Sprache bringen. Dasselbe mündet in die Aorta der betreffenden Seite ein, als vorderster Aortenbogen, ohne mit dem gleichnamigen Gefäß der anderen Seite zu verschmelzen, da bei *Petromyzon* eben zwei Kopfaorten, jederseits von der Chorda sich finden.

Nach 24stündiger weiterer Entwicklung bemerkt man als hauptsächlichste Veränderung, dass jene, die Spritzloch- und Thyreoideaausstülpung trennende Mosodermlamelle weiter in das Lumen des Darmcanals vorgedrungen ist, wodurch eine Scheidewand zwischen der Schilddrüse und den jetzt sehr schräg gerichteten Spritzlochtaschen hervorgebracht wird, deren Spitze jetzt schon auf der Mitte des zweiten eigentlichen Kiemensackes angekommen ist (Fig. 10). Hätte man die vorhergehenden Stadien nicht, so würde man geneigt sein, die Schilddrüse für eine Ausstülpung des Entodermbodens zwischen den zweiten Kiemensäcken zu halten — eine Ausstülpung, welche zugleich nach vorn bis an die Grenze des Stomodaeums sich erstreckt, und nach hinten als eine Aussackung des branchialen Theiles des Darmes bis zur Bifurcation des Arterienstieles geht. Nach dem oben dargestellten Process ist aber eine solche Auffassung irrig: vielmehr wird die Mündung der ursprünglichen Schilddrüsenausstülpung durch jene Velumlamelle nach hinten verschoben.

Diese Lamelle, wird auf ihrer Unterseite von Schilddrüsenepithel bekleidet, auf ihrer oberen aber von Epithel, welches dem Spritzlochsack angehört. Wo diese beiden Epithelien in einander übergehen ist also die Grenze beider Bildungen: es ist wichtig, das hier hervorzuheben, denn es könnte merkwürdig erscheinen, später, wenn die Mündung der Schilddrüse noch weiter nach hinten rückt, das Epithel der Oberseite jener Lamelle, und die aus ihm hervorgehende Bildung für ein Product des Epithels des entodermalen Spritzlochsackes zu erklären. Und doch ist es so.

Die hintere Grenze des Schilddrüsensackes ist in diesem Stadium auf der Höhe der vierten wirklichen Kiemenspalte, wo die untere Wandung desselben in die Entodermwand einfach übergeht, nachdem sie eine bauchige Ausstülpung erfahren hat.

In diesem Stadium sind schon sieben Kiemensäcke zu unterscheiden.

Nach weiteren 36 Stunden findet man die trennende vordere Lamelle auf der Grenze der dritten und vierten Kiemenspalte angekommen (den Spritzlochsack mit eingerechnet); ihr entgegen wächst eine andere Lamelle, welche das hintere Ende der Thyreoidea von dem Boden des Darmes abschnürt (Fig. 11). Beide Lamellen verwachsen seitlich mit einander, so dass eine Art Diaphragma unter dem Kiemendarm gebildet wird, welches aber ein rundes Loch in der Mittellinie frei lässt — die Mündung des Hohlraumes der Schilddrüse in das Lumen des Darmcanals zwischen zweiter und dritter wahrer Kiemenspalte.

In diesem Stadium ist die Schilddrüse in so weit fertig, als die Zellmaterialien, aus denen sie besteht, jetzt vom Mutterboden des Entoderms geschieden sind. Es beginnt nun ihre weitere Differenzirung als gesondertes Organ.

Ehe dieses Stadium erreicht wird, macht sich schon eine Zweitheilung des Schilddrüsensackes bemerkbar durch das Eindringen einer senkrechten Bindegewebslamelle von vorn und unten her. Sie theilt den vorderen Abschnitt der Schilddrüse in zwei seitliche Säcke. Die hintere Hälfte dagegen bleibt noch längere Zeit als ungetheilter Sack bestehen, wie denn überhaupt alle Umbildungen, die das Organ betreffen, von vorn ihren Ausgang nehmen. Die senkrechte Lamelle dringt bis an die Mündung des Schilddrüsensackes allmählich vor, erst später schreitet sie auch auf die hintere Hälfte über, ohne dieselbe aber völlig zu durchsetzen, vielmehr bleiben die durch sie geschiedenen seitlichen Hälften auf der Oberseite verbunden (Fig. 12 *e*—*m*).

Kaum hat diese mediane Lamelle die Scheidung in zwei Hälften vollendet, so beginnt wiederum an der vorderen Hälfte eine weitere Umgestaltung. Jederseits dringt nämlich eine dritte Lamelle in die Thyreoidea-Säcke schräg ein, stülpt die äußere Wandung derselben in das Lumen ein, wodurch dies letztere auf dem Querschnitt die Gestalt des Viertelmondes erhält. Diese Einstülpung ist die Einleitung zu den größten histologischen Differenzirungen, die überhaupt an dem Organ Platz greifen. Der Deutlichkeit halber, und den weiteren Entwicklungen vorgreifend, will ich schon jetzt mit Benennungen beginnen, welche erst später gerechtfertigt erscheinen: ich will nämlich den eingestülpten Theil als Drüsenlamelle (Fig. 12—16, Fig. 18—22 *Dr.L.*), den nicht eingestülpten, welcher jene allmählich fast völlig einschließt, als Decklamelle (Fig. 12—16, Fig. 18—22 *D.L.*) bezeichnen.

Von Anfang an sind die Wandungen der Schilddrüse gleich stark, allmählich aber verdickt sich diejenige Partie, aus welcher die Drüsen-

lamelle wird, ihre Zellen werden höher. Dies zeigt sich schon, ehe sie sich einstülpt, noch mehr aber, wenn die Einstülpung Platz gegriffen hat. Im Gegensatz dazu wird die Decklamelle allmählich dünner, d. h. die Cylinderzellen, welche sie ursprünglich zusammensetzen, vergrößern auf Kosten des Höhendurchmessers den Querdurchmesser und werden zu einer Art Plattenepithel. Dadurch wird sie in den Stand gesetzt, die Drüsenlamelle trotz des bedeutenden Lumens, welches zwischen beiden bestehen bleibt, völlig zu umgehen (Fig. 20 u. 21).

Für die Beschreibung der weiteren Veränderungen des ganzen Organes erscheint es mir passender, zunächst diejenigen der Drüsenlamelle allein vorzunehmen, als des complicirtesten und wichtigsten Abschnittes, an die sich dann die übrigen Structureigenthümlichkeiten bequemer anschließen lassen. Man erkennt diese Verhältnisse am besten auf Querschnitten.

Auf einem Stadium, welches sechs Tage älter ist als dasjenige, bei welchem zuerst die vorderste Ausstülpung der Schilddrüse erkennbar ward, sind die folgenden Zustände sehr deutlich.

Die Schilddrüse bildet um diese Zeit ein Anhangsgebilde des Darmcanals, welches durch einen kurzen, schräg von unten und hinten nach oben und vorn gerichteten Canal mit demselben in Verbindung steht. Sie bildet einen Sack, der vorn bis an die Grenze der jetzt durchgebrochenen Stomodaeum-Einstülpung, hinten bis an die Scheidewand des vierten und fünften Kiemensackes reicht. Die Schilddrüse ist durch eine mittlere Scheidewand in zwei seitliche Säcke geschieden: diese Scheidung ist vollständig an der vor der Mündung gelegenen Hälfte, unvollständig an der hinteren. Diese seitlichen Säcke sind durch schräg gerichtete Lamellen von unten her eingestülpt, aber wiederum reicht auch diese Einstülpung nicht bis an das Ende der seitlichen Säcke, sondern hört auf $^3/_4$ der Länge auf.

An diesen Säcken nun machen sich die folgenden histologischen Differenzirungen bemerkbar. Es verdickt sich die Drüsenlamelle, während die Decklamelle im Gegentheil sich verdünnt und zu einem Plattenepithel wird. Diese Verdünnung ist ganz besonders stark an den inneren mittleren Wandungen, die sich dicht an einander legen, so dass nur oben und unten ein dreieckiger Platz frei bleibt. In den unteren tritt ein Blutgefäß ein, das wir noch weiter besprechen werden, während oben Bindegewebe sich findet. Vor den beiden Umbiegungsstellen der Decklamelle in die Drüsenlamelle verdickt sich die erstere, d. h. die Zellen werden weniger abgeplattet; in Folge dessen liegen auch die Kerne der einzelnen Zellen näher an einander. Die Lagerung der Zellen

wird auch eine andere, je näher sie der Umbiegungsstelle kommen, auf die ihre Radien concentrisch gerichtet sind.

Die Zellen der Drüsenlamelle ihrerseits differiren auch bei Zeiten in Größe und Richtung. Die Lamelle verdickt sich am meisten gleich nach der Umbiegungsstelle: dort werden die Zellen höher und höher, während an der Umbiegungsstelle des einen Schenkels der Drüsenlamelle in den anderen die Zellen niedriger bleiben.

Ein auffallendes Factum bei dieser Differenzirung der Elemente in der Drüsenlamelle ist das folgende. Sowohl gleich neben der Umbiegungsstelle des äußeren wie des inneren Schenkels, wie auch auf der Mitte des letzteren sieht man eine Unregelmäßigkeit in der Lagerung der Kerne. Einige wenige Kerne treten nämlich aus der Reihe der übrigen heraus und gerathen auf die entgegengesetzte Seite (Fig. 20 *Dr.Z. 2*). Dies ist die Einleitung zu einer Differenzirung innerhalb der Drüsenlamelle von Drüsen- und Flimmerzellen. Während nämlich diese wenigen Kerne — also auch die zugehörigen Zellen — sich so gruppiren, geben sie den Zellen der am meisten verdickten Partien Platz und Gelegenheit immer höher und zugleich conischer zu werden. Die Seite, wo der Kern liegt, wird umfangreicher und die Basis des Conus, die andere schmaler und die Spitze. Natürlich braucht dieselbe Zahl von Zellen an ihrer Basis mehr Platz, als an der Spitze, und so kommt es, dass diese Zellabschnitte der Drüsenlamelle wie um einen gemeinsamen Mittelpunkt concentrisch gelagert erscheinen. So kommt es allmählich zu Stande, dass auf gleicher Höhe zwei Reihen Zellen gelagert sind, die eine bestehend aus jenen concentrisch gelagerten langen, conischen Drüsenzellen, die andere aus kürzeren Cylinder-Epithelien, welche neben der spitzen Partie jener beginnen und umgekehrt gerichtet sind. Diese Verhältnisse mit Worten darzustellen ist schwer: dagegen gelingt es leicht, auf Abbildungen den Thatbestand zu erkennen (Fig. 20—22). Man sieht die Drüsenzellen (*Dr.Z.*), die sich concentrisch gruppiren, an ihren äußeren Seiten aber unmittelbar anstoßen an die sich umlagernden Flimmerzellen (*Fl.Z.*).

Dieser Process wiederholt sich noch einmal näher an der Umbiegungsstelle beider Schenkel der Drüsenlamelle in die Decklamelle in anfänglich kleinerem Maßstabe, und mit histologischem Unterschiede, in so fern in den dort sich concentrisch lagernden Drüsenzellen eine größere Zahl von Vacuolen bemerkbar machen, welche in der ersten Differenzirung nicht auftraten (Fig. 21). Den Grund dieses Unterschiedes vermag ich nicht anzugeben, habe auch an dieser Stelle nicht die Absicht, tiefer auf den inneren Bau dieses Organs einzugehen, als die

morpho- und phylogenetischen Fragen erforderlich machen, auf deren Lösung es hier ankommt.

Im weiteren Verfolge verschwinden diese Vacuolen, und die zweite Drüsenzellen-Einstülpung wird der ersteren völlig gleich, nur bleibt sie immer etwas kleiner in ihrer Gesammtausdehnung (Fig. 22).

Die Flimmerzellenpartie der Drüsenlamelle erfährt auch allerhand Umgestaltung, deren bildliche Darstellung wiederum leichter ist, als eine mit Worten auszuführende Beschreibung. Es lässt sich nur im Allgemeinen sagen, dass sie mehrfache Faltungen erleidet, dass einige Partien größere Zellen zeigen als die anderen, und dass die in nächster Nähe der Drüsenzellen gelegenen vor den fast oder ganz verschmolzenen Spitzen der Drüsenzellen von beiden Seiten fast zusammenstoßen.

Von der weiteren Entwicklung der Gesammtgestalt der Drüse will ich noch erwähnen, dass sie nach hinten bis an die sechste Kiemenspalte reicht (Fig. 17), und noch weiter reichen würde, wenn nicht der hintere Theil der mittleren Säcke bei Zeiten eine Spiralgestalt annähme, welche zunächst nach oben, dann nach vorn und dann nochmals nach unten und hinten sich richtete (Fig. 22). Auch die vordere Partie wendet sich, wenn auch in viel geringerem Maße nach oben, dadurch ebenfalls andeutend, dass das Wachsthum größer ist, als der zur Verfügung stehende Raum, ein Umstand, den wir später wieder zur Sprache bringen werden.

Wichtig ist ferner, zu betonen, dass die seitlichen Säcke an dieser Spiraldrehung des hinteren Endes keinen Theil nehmen, sondern gerade ausgestreckt liegen bleiben, und somit nach hinten über den mittleren, spiralig umgebogenen Theil hinausreichen, obschon letzterer beträchtlich weiter reichen würde, wäre er auch gerade gestreckt.

Eine besondere Beachtung verdient nun noch die Mündung der Thyreoidea und die Röhre, durch welche dieselbe mit dem Darmcanal bei *Ammocoetes* in Zusammenhang verbleibt.

Wie schon oben beschrieben, kommt dieser Canal zu Stande durch allseitiges Zwischenschieben einer Bindegewebslamelle zwischen den ausgestülpten Theil des Bodens des Kiemendarms und diesen Darm selber (siehe oben p. 49). Die Mündung verschiebt sich allmählich, ihre Wandungen verlängern sich zu einer von oben nach unten und hinten gerichteten Röhre, welche aus cylindrischen, wie es scheint, wimpertragenden Zellen besteht, und mit den Wandungen der Schilddrüse in überall hin sich erstreckendem Zusammenhange steht.

Es ist nun von außerordentlich hohem Interesse zu sehen, dass in die Mündung dieses Canals von vorn her und entlang dem Boden des

Kiemendarms zwei halbcanalartige Vertiefungen sich begeben, welche nach dieser Mündung hin langsam convergirend von vorn und oben den Kiemendarm entlang verlaufen (Fig. 12—16 *Ps.br.*, 17 *Ps.br.R.*). Ihre Wandung besteht aus wimperndem Cylinderepithel, ähnlich wie das der Entodermwandung unter der Aorta. Dieses Gebilde ist bereits von A. SCHNEIDER beobachtet, beschrieben und abgebildet worden[1]. SCHNEIDER sagt: »*Auf der Bauchseite beginnt am Eingange des Magens in der Mittellinie eine wimpernde Rinne, welche bis zum Eingange der Thyreoidea zieht, dann sich theilt und rechts und links von der mittleren Kante bis vor die erste Kiemenspalte verläuft. Parallel dem Vorderrande derselben steigen beide Rinnen bis zur Rückenlinie, dort werden dieselben flach und ziehen nun als Wimperschnur an den beiden Seiten der oben beschriebenen dorsalen Kante in geringer Entfernung von deren freiem Rande bis zum Eingang des Magens der Kiemenhöhle. An jedem Kiemenbogen zweigt sich von den oberen Wimperschnüren je eine Wimperschnur ab, welche auf dem vorderen Saum jedes Kiemenbogens nach unten zieht, ohne dass, wie ich ausdrücklich bemerke, eine Verbindung dieser queren Wimperschnüre mit den ventralen Wimperrinnen stattfindet.*«

Ich habe der Entwicklung dieser beiderseitigen Wimperrinnen besondere Theilnahme geschenkt, und kann mit größter Bestimmtheit aussprechen, dass der *vor* der Mündung gelegene Theil derselben der letzte Rest der vordersten, blinden Kiementasche ist, welche nicht zum Durchbruch gelangt. Auf Sagittal-, Frontal- und Querschnitten lässt sich die Umwandlung dieser vordersten, der Spritzlochspalte der Selachier gleich zu setzenden Kiementasche in die hier beschriebene Wimperrinne mit vollkommener Sicherheit beobachten.

Da die Feststellung dieses Sachverhaltes, wie wir gleich sehen werden, von der allergrößten Tragweite ist, so will ich nicht versäumen, die Angaben der bisherigen Autoren hier wiederzugeben.

In einem Aufsatz »Preliminary note upon the Brain and Skull of *Amphioxus lanceolatus*« (Proc. Roy. Soc. XXIII p. 127 ff.) wendet sich Prof. HUXLEY mit Recht gegen die Behauptung SEMPER's, *Amphioxus* sei gar kein Wirbelthier. HUXLEY bringt eine Reihe sehr wichtiger Einwände, dabei aber sagt er: »*in Ammocoetes there is a hyoidean cleft, which has hitherto been overlooked*«. Ein Jahr später drückt er sich noch bestimmter in einem anderen Aufsatz: »On the nature of the cra-

[1] l. c. p. 84. Taf. VI Fig. 1 *i*.

niofacial apparatus of *Petromyzon*« (Journ. of Anat. and Phys. X p. 420) folgendermaßen aus:

»*There is a depression behind each of the pharyngeal vela, and a bristle could sometimes be passed through the wall into a small space outside it. This I conceive to be the remains of a hyoidean cleft, which opens externally in the Ammocoete.*«

HUXLEY trifft nicht das Rechte mit der Behauptung, dass eine wirkliche Spalte bei *Ammocoetes* vorhanden sei: und wenn es ihm anscheinend gelungen, eine Borste durch dieselbe zu führen, so ist die bezügliche Öffnung sicherlich ein Artefact gewesen. Die Tasche aber, welche er gesehen hat, besteht allerdings; sie ist eben gebildet durch die eben erwähnte Wimperrinne. Wenn also BALFOUR dem gegenüber die wirkliche erste Kiemenspalte als hyomandibulare Spalte beschreibt[1], so fehlt er wieder seinerseits, und ihm gegenüber behält SCOTT Recht, welcher ausführlich die Anlage von acht Paar Kiemenspalten (Fig. 11 u. 17) beschreibt[2]. SCOTT aber täuscht sich wieder, indem er das erste Spaltenpaar, das er ganz richtig mit dem Spritzloch der Selachier homologisirt, »einfach zu Grunde gehen« lässt.

SCHNEIDER hat sich gar nicht auf Betrachtungen eingelassen, welche diese Fragen angehen. Die älteren Autoren geben den Petromyzonten sieben Kiemenspalten; die leitenden Hand- und Lehrbücher compromittiren sich nicht durch besonders motivirte Urtheile.

Derjenige Autor aber, welcher das größte Interesse hätte haben sollen, ein glückliches Aperçu weiter zu entwickeln, und dabei vielleicht die ganze Wahrheit über die genealogisch-morphologischen Beziehungen der Vertebraten, Cyclostomen, *Amphioxus* und Tunicaten zu Tage zu fördern, WILHELM MÜLLER, hat, befangen in der Doctrin von der Ableitbarkeit der Vertebraten von Tunicaten und *Amphioxus*, sich damit begnügt, im Allgemeinen die Identität des bei den Tunicaten bekannten Endostyls oder Hypobranchialrinne mit der Thyreoidea des *Ammocoetes* zu behaupten, beide Gebilde in einer kurzen Mittheilung[3] zu vergleichen, ohne weiteren Anlass zu nehmen, alle einschlägigen Thatsachen sorgfältig festzustellen. Auch keiner der späteren Autoren, welche bereitwillig die W. MÜLLER'schen Angaben hinnahmen, hat dieselben erweitert oder auch nur ernstlich geprüft — was bei den vielen Untersuchungen und Debatten über die Tunicaten Wunder nehmen muss.

---

[1] Comp. Embryol. p. 74.

[2] l. c. p. 141 ff.

[3] W. MÜLLER, Über die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei *Amphioxus* u. d. Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. VII. p. 327 ff.

Dies jetzt nachzuholen, liegt dem Verfasser dieser »Studien« um so näher, als er hofft, durch Anerkennung des Satzes von der Identität der Thyreoidea des *Ammocoetes* mit der Hypobranchialrinne der Tunicaten und des *Amphioxus* weite Zustimmung zu finden, dann aber die daraus bisher gezogenen Folgerungen umkehren und die Abstammung der Tunicaten und des *Amphioxus* von cyclostomenartigen Fischen in derselben Weise begründen zu können, wie er in den voraufgehenden Studien III—V die Abstammung der Petromyzonten von fischähnlichen Vorfahren wahrscheinlich gemacht zu haben glaubt.

2. Der Endostyl oder die Hypobranchialrinne der Tunicaten.

Der Bau des Endostyls der Tunicaten ist in vortrefflicher Weise von FOL[1] geschildert worden. Ich habe dieser Schilderung nichts hinzuzusetzen. Auch haben wir von demselben Verfasser werthvolle Mittheilungen über die Functionen des merkwürdigen Apparates bekommen, auf die ich hier verweise, da es nicht in meinem Plane liegt, durch genaues Eingehen auf dieses Organ an dieser Stelle mich auf eine Erklärung des gesammten Baues der Tunicaten einzulassen. Nur die von W. MÜLLER gemachte Homologisirung mit der Schilddrüse der Vertebraten soll Gegenstand meiner Erörterungen sein, eine Homologisirung, welcher GEGENBAUR in bestimmter, BALFOUR in etwas reservirterer Weise zugestimmt haben, durch welche somit anscheinend ein unmittelbarer Contact zwischen den Wirbelthieren und den Tunicaten nachgewiesen ist.

Von dem in diesen »Studien« vertretenen Standpunkte aus ist sicherlich kein Widerspruch gegen die Homologisirung als solche zu erwarten. Um so lebhafter aber muss ich gegen die phylogenetischen Schlüsse Einspruch erheben, die man, im Anschluss an die herkömmliche Theorie von der Wirbelthier-Vorfahrenschaft der Tunicaten, aus dieser Homologie hat ziehen wollen.

Es hat sich, so weit ich sehen kann, Niemand die Mühe genommen, darüber nachzudenken, wie aus dem Endostyl der Tunicaten wohl die Thyreoidea der Wirbelthiere hätte hervorgehen können.

Vergleicht man zunächst die fertigen Organe einer *Ciona intestinalis* (Fig. 27 u. 17 *a*) oder *Salpa maxima* (Fig. 17 *b*) mit der Thyreoidea eines etwa halbwüchsigen *Ammocoetes* (Fig. 17), so müssen bei aller

---

[1] »Über die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten.« Morph. Jahrb. I. p. 222 ff.

fundamentalen Ähnlichkeit der charakteristischsten Eigenthümlichkeiten doch eine Reihe bedeutender Unterschiede sofort in die Augen springen.

Zunächst ist zu betonen, dass, wie oben beschrieben, die Thyreoidea des *Ammocoetes* ein geschlossener Sack ist, welcher nur an einer Stelle durch einen Canal mit dem Darmlumen communicirt, während der Endostyl der Tunicaten eine einfache Vertiefung des ganzen Kiementheils der Tunicaten darstellt, welche als Rinne fortdauernd unabgeschlossen und offen gegen das Darmlumen bleibt. Ferner ging aus der obigen Beschreibung hervor, dass der Sack des *Ammocoetes* nicht nur eine doppelte Wandung — die sog. Decklamelle und die eigentliche functionirende Drüsen- und Flimmerlamelle — besitzt, während von einer Decklamelle bei den Tunicaten keine Rede ist. Weiterhin zeigte sich das Organ des *Ammocoetes* aus zwei Hauptsäcken gebildet, welche durch Einstülpung des Bodens der ursprünglichen Darmwandung hervorgebracht ward, während an derselben Stelle des Endostyls der Tunicaten nur einige Zellen mit außergewöhnlich langen Geißeln bestehen. Schließlich machte sich sogar noch eine secundäre Sackbildung bei dem Organ des *Ammocoetes* geltend durch tiefe Einstülpung der Drüsen-Flimmerlamelle, von der gleichfalls bei den Tunicaten keine Spur sich zeigt.

Diese Unterschiede könnten darauf deuten, dass entweder keine Verwandtschaft zwischen beiden Gebilden zu statuiren ist, oder aber eine beträchtliche Vervollkommnung desselben beim *Ammocoetes* stattgefunden hat, aus der dann eine Abstammungsrichtung von den Tunicaten zu den Cyclostomen erschlossen werden könnte.

Es bestehen aber eine Reihe von Ähnlichkeiten beider Bildungen, welche so charakteristisch sind, dass es schwer fällt, dieselben als durch Convergenz ursprünglich verschiedener Anlagen hervorgegangen anzusehen. Zunächst die topographischen Beziehungen des ganzen Organes. Beide befinden sich an der ventralen Seite des Kiemenabschnittes des Darmes. Die Thyreoidea des *Ammocoetes* erstreckt sich vom Wimpersegel bis nahe an den Mageneingang. Der Endostyl der Tunicaten hat die gleiche Lage und Ausdehnung. Zwei große primäre Äste des Kiemenarterienstammes liegen zu den Seiten der Schilddrüse, ähnliche Blutgefäße begleiten den Endostyl. Beide Bildungen sind an ihrem vorderen und hinteren Ende mehr oder weniger spiralförmig umgebogen. Hierin Analogien[1] sehen zu wollen, hätte immerhin Vieles gegen sich.

[1] Nach der neuesten Terminologie GÖTTE's »Homoidien«.

Die Structur der Hauptbestandtheile ist aber so charakteristisch, dass es wohl schwer fallen dürfte, sie als convergent und nicht vielmehr homolog zu erachten. Die Drüsenzellabschnitte eben so wie die Flimmerzellen und ihre gegenseitige Anordnung sind so auffallend, dass es schwer halten möchte, etwas Ähnliches bei anderen Thieren nachzuweisen. Vergleicht man die Abbildungen auf Taf. 8, so ergiebt sich, dass die Einrichtung der *Ammocoetes*-Thyreoidea eben complicirter ist, als die des Tunicaten-Endostyls — aber dass man es mit homologen Bildungen zu thun habe, wird Niemand leugnen wollen.

Eine anscheinend sehr secundäre Bildung dieses ganzen Organes ist aber bisher nicht der Ehre gewürdigt worden, als Argument gebraucht zu werden. Alle Autoren, die sich mit den Tunicaten eingehender beschäftigten, haben einer Schlund-Wimperrinne Erwähnung gethan, welche in den vordersten Abschnitt des Endostyls einmündet, beide Seiten des Schlundes umgiebt und in der Nähe des Nervenknotens und der Wimpergrube wieder zusammentritt. FOL[1] beschreibt und bildet sie ab, GEGENBAUR[2] sagt von ihnen:

»*Am vordersten Ende der Bauchrinne (Endostyl) beginnen die den Eingang der Kiemenhöhle umziehenden Wimperstreifen. Es sind mit cilientragenden Zellen besetzte seichte Furchen, welche dorsalwärts verlaufend, entweder zum Oesophagus ziehen (Copelata) oder in der Nähe des großen Ganglions in eine Spiraltour auslaufen (Doliolum) oder in einer wimpernden Grube enden (Salpen).*«

Es ist leicht, sich von der constanten Anwesenheit dieser Structur bei allen Tunicaten zu überzeugen (Fig. 17*a* u. 17*b* *Ps.br.*). Dass aber eine gleiche Structur bei *Ammocoetes* sich findet, hat bisher Niemand hervorgehoben. Der Einzige, der die entsprechende Bildung gesehen hat, ist SCHNEIDER, wie ich oben citirt habe. Aber er hat nicht weiter danach geforscht, welche Bedeutung diesen »Wimperstreifen« zukäme. Und W. MÜLLER hat sie nicht erwähnt.

Ich habe oben dargestellt, wie ein wimpernder Halbcanal vom Rücken her, unter der Ohrblase beginnend, an der Innenseite des Velum nach unten steigt, dann auf der Bauchwandung des Darmes entlang läuft, bis er in der Mündung der Thyreoidea mit der Wand dieser Mündung verschmilzt (Fig. 17 *Ps.br.*). Es ist wahrlich nicht schwer, in diesen Halbcanälen die »Wimperstreifen« der Tunicaten wieder zu erkennen. Ja, um die Ähnlichkeit noch größer zu machen: auch ein

[1] Morpholog. Jahrb. I p. 229 ff.
[2] l. c. p. 425.

großes Blutgefäß läuft, wie bei *Ammocoetes*, so bei den Tunicaten, außen von den »Wimperstreifen«.

Dies Alles könnte nun freilich erst recht für eine Bestätigung der genealogischen Linie Tunicaten-Cyclostomen dienen, wäre nicht ein wichtiger Umstand zu berücksichtigen, den ich oben aufgedeckt habe. Die Wimperrinnen hinter dem Schlundsegel des *Ammocoetes* sind der letzte Rest derjenigen Kiemensack-Ausstülpungen, welche nach den geltenden Homologie-Bestimmungen als Homologa der Spritzlochspalten betrachtet werden müssen.

Ich habe oben erwähnt, welche Irrthümer die früheren Bearbeiter der Cyclostomen begangen haben, als sie die Pseudobranchie oder Spritzlochspalte im Embryo oder den jüngsten Larven des *Ammocoetes* entweder leugneten, oder aber frühzeitig völlig zu Grunde gehen ließen. Schritt für Schritt kann man vielmehr mit größter Sicherheit die Umwandlung der anfänglich groß und deutlich angelegten Kiemensack-Ausstülpungen in diesen wimpernden Halbcanal beobachten, eben so wie man die ursprüngliche Lagerung der ersten Anlage der Thyreoidea in unmittelbarer Nachbarschaft der beiden seitlichen Spritzlochtaschen und ihr allmähliches gleichmäßiges Wandern nach hinten wahrnehmen kann. An der Identität dieser beiden Wimperrinnen mit den Spritzloch-Ausstülpungen der jüngsten Larven ist kein Zweifel möglich.

Um diese Identität aber noch deutlicher hervortreten zu lassen, habe ich aus einem entsprechenden Embryonalstadium des *Torpedo* auf Taf. 4 Fig. 7 *a*—*k* Querschnitte abbilden lassen, welche beweisen, dass auch bei den Selachiern die ventrale Partie der Spritzlochkieme zwar nicht mehr gegen das Ectoderm sich öffnet, aber als entodermale Rinne (Fig. 7 *ventr.Spr.*) in genau derselben Weise gegen die Mittellinie der Bauchwandung des Darmes zusammenläuft, wie bei *Ammocoetes*, und ihr Ende gleichfalls dicht an der unpaaren medialen Einsenkung der Thyreoidea findet; hieraus lässt sich die doppelte These erweisen: einmal, dass jene Flimmerrinne wirklich die umgewandelte Pseudobranchie oder Spritzlochkieme ist, dann aber, dass jenes merkwürdige Organ des *Ammocoetes* in der That der Thyreoidea homolog ist — eine Meinung, die zwar von den Handbüchern aufgenommen, aber niemals mit voller Überzeugung adoptirt war, da sie nur auf jenen oben citirten Untersuchungen W. MÜLLER's basirte, die von keiner Seite geprüft waren.

Wenn aber diese Wimperrinnen des *Ammocoetes* aus einer Umwandlung der Spritzlochtaschen des *Ammocoetes*

hervorgehen, wenn sie ferner durch »Lagerung und Anordnung« als identisch mit den Schlund-Wimperstreifen der Tunicaten angesehen werden müssen — nun so bleibt kein Ausweg übrig — so müssen die Schlundwimperstreifen der Tunicaten eben auch durch die Umwandlung einer bei ihren Vorfahren vorauszusetzenden Spritzlochspalte erklärt werden und mit Recht den Namen Pseudobranchialrinne führen.

Aber die Spritzlochsäcke und Spalten sind keine Bildung sui generis, sie sind nur die vordersten der metamerisch angeordneten, aller Welt bekannten Kiementaschen der Selachier und übrigen Vertebraten: wie denn auch in den ersten Stadien des *Ammocoetes* diese Taschen völlig homodynam mit den auf sie folgenden sieben Paaren sind, so sehr, dass es SCOTT angezeigt schien, eine den Selachiern und Cyclostomen gemeinsame, hypothetische Stammform *Octotrema* zu postuliren.

Muss also für die Tunicaten-Wimperrinne eine vorgängige Spritzlochspalte postulirt werden, so geht das nicht, ohne den Tunicaten auch genealogische Rechte auf dieses hypothetische *Octotrema* zu vindiciren, welches wohl später von einem *Polytrema* noch abgeleitet werden dürfte. Damit aber werden sie Nachkommen von Fischen, nicht umgekehrt.

In der vorigen »Studie« hatte ich nun schon für die Thyreoidea den morphologischen Werth einer zwischen Spritzloch und erster Kiemenspalte ausgefallenen Kiementasche in Anspruch genommen. Aus den bisherigen Darlegungen würde dann also auch folgen, dass der Endostyl der Tunicaten gleichfalls eine umgewandelte, zwischen Spritzloch und Hyoidspalte belegene Kiemenspalte sei. Da nun die Verhältnisse des Petromyzon, bei welchem das große Organ des *Ammocoetes* zu Follikeln zerfällt, sich näher an die der übrigen Vertebraten anschließen, als das Tunicaten-Endostyl, welches sich nur mit der larvalen Configuration der Cyclostomen-Schilddrüse vergleichen lässt, so gewinnt meine schon im »Ursprung der Wirbelthiere« p. 43 ff. erörterte Auffassung von der Interpolation des *Ammocoetes*-Zustandes in den Entwicklungsgang des *Petromyzon* neue Stützen, und ganz besonders auch die Meinung, dass *Ammocoetes*-artige Vorfahren geschlechtsreif geworden seien, und dass solchen Vorfahren die Tunicaten ihre Existenz verdanken.

Denn in der That — stellt man sich vor, dass die ursprüngliche Anlage der *Ammocoetes*-Thyreoidea statt durch die verschiedenen Diaphragmen vom Boden des Darmes sich abzulösen, in der einfachen Vertiefung der bauchständigen Wandung des Kiemendarms bestehen bliebe

und in dieser Verfassung die histologischen Umwandlungen erleide, welche sie später als abgeschnürter Sack wirklich erleidet, so wird es nicht schwer sein, darin die Hypobranchialrinne der Tunicaten unmittelbar wieder zu erkennen. Dann würde auch die Einmündung der zur Pseudobranchialrinne gewordenen Spritzlochspalte nicht so weit nach hinten gerathen sein, sondern wie bei den Tunicaten gleich am Anfangstheil der Thyreoidea einlaufen, es würde nicht zur Bildung der verschiedenen Säcke kommen, und die Decklamelle würde eine einfache Membran von Epithelzellen zwischen den Drüsen-Flimmerabschnitten und der Kiemendarmwandung sein.

Ob die Vorfahren der Tunicaten nun wirklich für ihr Endostyl Stadien durchgemacht haben, wo dasselbe sich näher an die Gestaltung der *Ammocoetes*-Schilddrüse anschloss, muss dahingestellt bleiben: vielleicht lehrt eine umfassender angestellte Untersuchung aller Tunicaten noch Stadien kennen, die auf die Entscheidung dieser Frage mehr Licht werfen. Da aber unzweifelhaft Rückbildungen im Organismus der Tunicaten Platz gegriffen haben — der ganze Schwanz, ein großer Theil des Rumpfes, die Chorda, die Urwirbel, die Nieren etc. etc., das Alles scheint geschwunden — so ist es ja wohl nicht zu weit gegangen, auch eine Veränderung der Schilddrüse anzunehmen.

Es lässt sich aber offenbar noch weiter gelangen, wenn man die Function des Organes in Betracht zieht. Durch FOL u. A. ist nachgewiesen, dass eine reichliche Schleimabsonderung die Function des Endostyls bildet. Der Schleim scheint dazu bestimmt, die Nahrungspartikel in den Oesophagus gelangen zu lassen, die Flimmerzellen, Wimperrinnen etc., sind die Vehikel, welche dafür sorgen.

Dass diese Art der Ernährung eine absonderlich ursprüngliche sei, wird Mancher Mühe haben zu glauben. Man fragt: ehe das Endostyl sich bildete — wie ernährten sich denn da die Vorfahren der Tunicaten? Offenbar waren sie frei schwimmende Geschöpfe und damit in der Lage, ihre Nahrung durch Jagd selbst zu packen. Da bedurfte es doch gewiss anderer Einrichtungen, als des Endostyls, der Schleimabsonderung und der Wimperrinnen — ähnlich wie die Vorfahren der Cirripeden sicherlich auf anderem Wege für ihre Ernährung sorgten, als durch Veranstaltung von kleinen Strudeln, welche alles in ihren Bereich Gelangende dem Munde zuführten. Als die Vorfahren der Cirripeden schwammen, hatten sie sicherlich anders geartete Extremitäten, als die Rankenfüße der jetzigen Lepadiden und Balaniden: eben so werden auch die Vorfahren der Tunicaten anders geartet gewesen sein, und die Schleimabsonderung des Endostyls und die Wimperrinnen des Kiemensackes

werden erst secundäre Hilfsmittel bei der Ernährung gewesen sein, ehe sie die ausschließlichen wurden.

Ich habe nun schon oben citirt, dass ein Wimperschnurapparat durch SCHNEIDER bei *Ammocoetes* nachgewiesen ist, und CALBERLA hat die Schleimabsonderung der Schilddrüse der eben ausgeschlüpften Larven beobachtet. Es muss erlaubt sein, einen Functionszusammenhang dieser Bildungen mit denen der Tunicaten aufzusuchen.

Ammocoetes lebt im Schlamme, und schon die allerjüngsten Larven bohren sich in denselben ein. Wenn schon directe Beobachtungen noch fehlen, so muss doch angenommen werden, dass die Schleimabsonderung und die Wimperung einigen Antheil an den Ernährungs- oder Athmungsfunctionen nehmen, welche bei den im Schlamm lebenden Geschöpfen statt haben. Könnte nicht daran gedacht werden, dass die festen Theile des Schlammes, trotz aller Durchsiebung seitens der Mundtentakel und des Velums doch im Stande sind, die Darmepithelien zu beschädigen, wenn nicht ein reichlicher Schleimüberzug sie schützt, und dass die Wimperrinnen dazu bestimmt sind, diesen Schleim an die bedrohtesten Stellen zu befördern, und von dieser Function ihren Ausgangspunkt genommen haben? Einmal hervorgebracht, ist es nicht auffallend, diese nützliche Bildung weiter ausgedehnt zu sehen und der ganzen Nahrungsmasse dadurch eine schleimige Beimischung verliehen zu sehen, welche ihre weitere Beförderung in und durch den Darm begünstigt. Es ist ja gar nicht unmöglich, dass der Schleim nicht bloß mechanisch einhüllend, sondern auch chemisch auflösend wirkt, so dass eine wirklich verdauende Function diesen Structuren zuerkannt werden könnte. Dann würde leicht begreifbar, dass eine so günstige Einrichtung bei festsitzenden Thieren wie die Ascidien, oder bei flottirenden wie die Salpen, allmählich die Gesammternährung übernähme — und das Problem des Functionswechsels wäre gelöst. Es scheint mir wohl der Mühe werth, auf diese Gesichtspunkte hin sowohl den *Ammocoetes* wie auch die Tunicaten physiologischen Experimenten zu unterwerfen.

Eine solche Hypothese macht es dann verständlich, dass die Hypobranchialrinne der Tunicaten in ihrer ganzen Länge offen ist — denn so kann der abgesonderte Schleim leichter und rascher herausbefördert werden, als müsste er durch eine schmale Mündung erst durchpassiren. Das Problem würde damit seine Gestalt verändern: wir hätten vielmehr die Mündung und Organisationsweise des *Ammocoetes* verständlich zu machen, als die der Tunicaten.

Ich gestehe ehrlich, dass es mir einstweilen an brauchbaren Argu-

menten fehlt, das Zustandekommen der eigenthümlichen Organisation des *Ammocoetes* aus einem Paar nicht zum Durchbruch gelangender Kiemenspalten unter dem Gesichtspunkte des Functionswechsels zu begreifen. Übergangsstadien fehlen; die Verbindung der Cyclostomen mit den Selachiern, Teleostiern und Ganoiden liegt weit vor dem Silur, wie wir schon aus der Beschaffenheit und Anordnung der Hypophysis erschließen mussten; *Myxine* ist uns noch zu unbekannt, um Hilfe dort zu suchen: so bleibt also das Problem einstweilen bestehen, wie aus zwei ventral verschmelzenden Entoderm-Kiemensäcken das schleimabsondernde Organ des *Ammocoetes* hat hervorgehen können.

Hier will ich indess die weitere deductive Erörterung zunächst unterbrechen, um noch ein Element in meine Darlegungen aufzunehmen, dessen Bedeutung gewiss nicht unterschätzt werden wird: den *Amphioxus*.

3. Die Hypobranchialrinne des Amphioxus.

In dem schon wiederholt citirten Aufsatz W. Müller's wird auch zum ersten Mal darauf hingewiesen, dass ein der Hypobranchialrinne der Tunicaten homologes Organ sich bei *Amphioxus* vorfindet (l. c. p. 329). Da indessen jener Aufsatz sich nur als »Vorläufige Mittheilung« charakterisirt, so erhalten wir nur eine kurze Beschreibung ohne Abbildung dieser wichtigen Structur.

Nach W. Müller hat Rolph [1] das Organ untersucht und giebt davon auch Abbildungen, die aber mit Recht die Kritik des nach ihm arbeitenden P. Langerhans [2] herausgefordert haben, welcher seinerseits eine bessere Beschreibung und Abbildung liefert. Schließlich giebt noch Rohon [3] ein Urtheil ab.

Die genannten Forscher schließen sich alle mehr oder weniger bestimmt der Interpretation W. Müller's an, ihre Differenzen bestehen mehr in den Angaben über den thatsächlichen Befund.

Da nun die bisherigen Versuche, *Amphioxus* morphologisch zu verstehen, nichts weniger als gelungen sind, und die ausschweifendsten und einander widersprechendsten Deutungen, wie im Allgemeinen so auch für die einzelnen Theile seiner Structur, gemacht worden, so muss es wichtig sein, endlich einen festen Punkt zu gewinnen, von dem aus

---

[1] Unters. über den Bau des *Amphioxus*. Morph. Jahrb. II. p. 126 ff.

[2] Archiv f. mikr. Anatomie XII. p. 317.

[3] Unters. über *Amphioxus*. Denkschr. der math.-naturw. Classe der Acad. der Wiss. XLV. Wien 1882.

die Streitfragen gelöst werden können. Es ist darum von Bedeutung, die Structur der Hypobranchialrinne genau zu studiren und mit den oben dargestellten Gebilden der Petromyzonten und Tunicaten zu vergleichen. Stellt sich Identität heraus, nun so muss *Amphioxus* gleichfalls seinen Gang nach Canossa antreten und seine Pretentionen auf die Urvaterschaft abschwören.

Betrachten wir neben einander die Querschnitte der Thyreoidea des *Ammocoetes*, des Endostyls einer Ascidie und der Hypobranchialrinne des *Amphioxus* (Fig. 14, Fig. 23), so gewahren wir zunächst wesentliche Unterschiede in der Lagerung des Organes.

Bei *Ammocoetes* haben wir es mit einem sackförmigen Anhangsgebilde des Kiemendarms zu thun, bei der Ascidie mit einer offenen Vertiefung des Mittelraums des Kiemenkorbes, bei *Amphioxus* mit einer von unten nach oben eingestülpten leistenförmigen Erhöhung eben dieses Mittelraums des Kiemenkorbs. Diese Unterschiede scheinen an sich beträchtlich genug zu sein. Vergleichen wir nun aber zunächst das histologische Gefüge des Gebildes bei Tunicaten und *Amphioxus*, so springt es in die Augen, wie ähnlich beide Organe sind. Wir gewahren auch bei *Amphioxus* vier Längswülste, aus conischen Drüsenzellen gebildet (Fig. 23 *Dr.Z.*), wir sehen diese Drüsenzellen concentrisch um einen außen gelegenen Mittelpunkt geordnet, jede Zelle enthält einen am Boden gelegenen Kern; zwischen je zwei Drüsenzellwülsten liegt eine Anzahl flimmernder Zellen, deren Richtung im Gegensatz zu jenen radiär aus einander gehend ist, und schließlich sehen wir jederseits das ganze Gebilde begrenzt von einer allmählich sich verschmälernden Zone ähnlicher Zellen, wie die sind, aus welchen die Drüsenwülste bestehen. Diese Zone biegt nach außen und unten um und tritt in directe Verbindung mit den Zellen des Kiemenkorbes selbst.

Im Großen und Ganzen stimmt also diese Anordnung mit derjenigen des Tunicaten-Endostyls. Die Unterschiede sind nicht größer, als sie bei so weit von einander unterschiedenen Thieren zu gewärtigen sind, und jedenfalls sind die Ähnlichkeiten bei Weitem beträchtlicher als die Verschiedenheiten.

Leider kann ich über die embryonale Ausbildung der Hypobranchialrinne des *Amphioxus* keine Auskunft geben, da ich mir das entsprechende Material nicht verschaffen konnte, und die Arbeit HATSCHEK's noch nicht so weit gefördert ist, um diese Lücke zu ergänzen. So ist dadurch vor allen Dingen ein Vergleichspunkt ausgeschlossen, auf den sehr viel ankommt: Der Ursprung der Hypobranchialrinne und ihre etwaigen Beziehungen zu einer Pseudobranchialrinne, deren Vorhanden-

sein bei den Tunicaten und bei *Ammocoetes* von so fundamentaler Bedeutung ist. Am erwachsenen *Amphioxus* finde ich nichts, das einer solchen Rinne entspräche, selbst bei den kleinsten, von mir untersuchten Exemplaren, — 4 mm lang, — habe ich nichts davon wahrnehmen können.

Indessen reichen die Data über die histologische Beschaffenheit und die Lagerung des Organs bei *Amphioxus* meines Erachtens einigermaßen aus, um die Homologisirung mit den Tunicaten als richtig zu betrachten, — und dadurch wäre eo ipso die Homologisirung mit der Thyreoidea des *Ammocoetes* anerkannt und es blieben die Folgerungen daraus zu ziehen.

4. Folgerungen.

Am Schluss der »V. Studie« habe ich geäußert:

»Durch diese veränderten Folgerungen (nämlich über die Homologien des Knorpelgerüstes der Petromyzonten-Kiemen) verändern sich die Grundlagen der bisherigen Phylogenie-Bestimmungen zwischen Cyclostomen und Fischen vollständig. Die Meinung in den sog. »äußeren« Kiemenbogen der Selachier den letzten Rest einer archaistischen Structur zu besitzen, welche aus Urzeiten herstammt und die Cyclostomen als letzte Reste dieser Urfische erscheinen ließ, stürzt zusammen; damit stürzt aber auch der stärkste Pfeiler der Brücke, welche die Fische mit Amphioxus und den Tunicaten verband — letztere treten in eine nahezu vollständige Isolirung, wenn man ihnen doch nach wie vor die Vorfahrenrechte der Wirbelthiere zuerkennen will. Dieser bisher allgemein gehegten Anschauung habe ich die entgegengesetzte gegenüber gestellt: in Cyclostomen, Amphioxus und Tunicaten degenerirte und reducirte Fische zu erblicken. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Hypothese ist freilich noch nicht erbracht, auch nicht einmal durch die hier gelieferte Auseinandersetzung von der Natur der Kiemenknorpel. Ich darf aber dennoch diesen Aufsatz mit dem Versprechen schließen, dass ich den Beweis in einer der nächsten »Studien« vollkräftig liefern werde, in denen aus einander gesetzt werden soll, wie gewisse Organe und Structuren der Cyclostomen, des Amphioxus und der Tunicaten nur erklärbar sind, wenn als ihre Vorfahren Fische angesehen werden, welche mit den heute lebenden Fischen die allernächsten phylogenetischen Beziehungen besaßen.«

Ich gedenke dieses Versprechen jetzt einzulösen.

Es muss im Allgemeinen auffallen, dass gerade dasjenige Organ, welches ich mir als specifisch bedeutsam für diesen Beweis ausersehen habe, auch von Seiten der Anhänger der alten Abstammungstheorie als

ganz besonders beweisend ihrerseits in Anspruch genommen wird. Indess dieser Umstand wird vielleicht gerade am meisten dazu beitragen, die beiden Betrachtungsweisen zu confrontiren und ihren relativen Werth nicht nur für den vorliegenden Fall, sondern im Allgemeinen festzustellen.

Es wird mir darum gestattet sein, auch hier wiederum wörtlich zu citiren, was seitens des hervorragendsten Vertreters jener Anschauung mit Bezug auf die Hypobranchialrinne-Thyreoidea gesagt wird.

In seinem »Grundriss der vergl. Anatomie 2. Aufl.« p. 578 u. 579 sagt GEGENBAUR:

»*Als eines aus der primitiven Kopfhöhle sich differenzirenden Organes ist noch der Hypobranchialrinne und ihrer Derivate Erwähnung zu thun. Amphioxus besitzt sie in der Länge der Kiemenhöhle. Unter den Cyclostomen ist sie nur noch während des ersten Larvenstandes von Petromyzon beobachtet. Da sie nicht längs der ganzen Kiemenhöhle sich erstreckt, scheinen im Vergleich zu den Tunicaten schon Reductionen vorzuliegen. Mit der Differenzirung des als Zunge fungirenden Organs tritt die Rinne fernere Rückbildungen ein und geht in einen allmählich vom oberen Raum sich abschnürenden Canal über, der endlich sich vollständig trennt. Beim ausgebildeten Thiere verwandelt er sich in einen vom zweiten bis vierten Kiemensackpaar sich erstreckenden Complex mit Epithel ausgekleideter Follikel und bildet damit ein in physiologischer Hinsicht räthselhaftes Organ, die Gl. thyreoidea (Schilddrüse).*

Bei den Gnathostomen kommt es nicht mehr zur Bildung einer längere Zeit bestehenden Rinne, vielmehr schnürt sich an der homologen Stelle ein Fortsatz der Kopfdarmhöhle ab und bildet einen unpaaren, von Epithel ausgekleideten Follikel. Unter allmählicher Sprossung löst sich dieser in eine Summe einzelner Follikel auf, die durch Bindegewebe vereinigt bleiben. Bei Fischen liegt das Organ wenig weit von seiner Bildungsstätte entfernt, am vorderen Ende des Kiemenarterienstammes, zwischen diesem und der Copula des Zungenbeinbogens. Bei den Amphibien findet man die Thyreoidea in der Kehlgegend als paariges Knötchen (unpaar bei Proteus) an der inneren Fläche der hinteren Zungenbeinhörner, zuweilen in mehrere Gruppen vertheilt. Unpaar, dicht vor den Aortenbogen liegend, erscheint sie bei den Reptilien, paarig dagegen bei Vögeln in der Nähe des Ursprungs der Carotiden. In beiden Abtheilungen entfernt sie sich somit weit von der ersten Bildungsstätte, was durch das Zurücktreten der großen Arterienstämme beeinflusst scheint. Unter den Säugethieren wird sie bei Monotremen, vielen Beutelthieren und manchen anderen gleichfalls in zwei Theile getrennt, während sie sonst ihre beiden

seitlichen Massen durch eine mediane Querbrücke (Isthmus) verbunden zeigt.

Die Fortdauer dieses schon bei den niederen Wirbelthieren seine ursprüngliche Bedeutung aufgebenden Organs in der langen Reihe höherer Formen wird aus phylogenetisch sehr frühzeitig erfolgter Vererbung verständlich (?), und zwar einer Einrichtung, deren Function bei Tunicaten mit der Nahrungsaufnahme in wichtiger Beziehung stand.«

Die letzten Zeilen dieser Erklärung sind es wesentlich, welche wir hier etwas näher analysiren müssen.

Die Thyreoidea der höheren Wirbelthiere ist also nach GEGENBAUR hervorgegangen zu denken aus der Hypobranchialrinne der Tunicaten. Letztere wird charakterisirt als eine »Einrichtung, deren Function mit der Nahrungsaufnahme in wichtiger Beziehung stand«. So unbestimmt diese Definition auch ist, so bietet sie doch die Elemente zu weiterer Analyse. Wollen wir uns aber ein einigermaßen anschauliches Bild davon machen, wie GEGENBAUR sich im Allgemeinen die Thiere vorstellt, welche »*durch phylogenetisch sehr frühzeitige Vererbung*« den höchsten Wirbelthieren ein »*in seiner Function räthselhaftes Organ*« hinterlassen haben, welches schon bei den »*niedersten Wirbelthieren seine Bedeutung aufgegeben hat*«, so müssen wir auf p. 410 ff. nachlesen, wie GEGENBAUR die Tunicaten charakterisirt.

Zunächst verdient hervorgehoben zu werden, dass GEGENBAUR durch die Absonderung der Tunicaten von den Mollusken und durch die Errichtung einer eigenen Abtheilung, welche »*den Werth eines besonderen Thierstammes*« verleihen soll, »*die bedeutenden Eigenthümlichkeiten der Organisation der Tunicaten in ihr Recht setzen will*«. Diese Eigenthümlichkeiten »*lassen verwandtschaftliche Beziehungen mit niedersten Vertebraten unschwer erkennen,*« — — »*nur sei bemerkt, dass der Mangel einer klar ausgesprochenen Metamerie des Körpers einen Anschluss an die Vertebraten nicht gestattet, wie auch immer Andeutungen einer Bildung von Folgestücken an einzelnen Körpertheilen bestehen mögen*«.

Diese Citate geben freilich wieder Grund zu beträchtlichen Einwürfen.

Der Anschluss an die Vertebraten soll durch den Mangel einer klar ausgesprochenen Metamerie unmöglich gemacht werden — dennoch aber soll die Hypobranchialrinne dieser nicht segmentirten Geschöpfe in der Schilddrüse der höchsten Wirbelthiere ihren genealogisch ununterbrochenen Zusammenhang bewahren. Was setzt eine solche Anschauung für Annahmen voraus? Es wird lehrreich sein, das einmal im Speciellen zu erörtern.

Nach GEGENBAUR (l. c. p. 430) »*bildet der Besitz eines die Längsachse des Körpers durchsetzenden Skeletts, so wie die Gliederung des Körpers in eine Anzahl von Metameren (Urwirbel) die wesentlichsten Charaktere der Wirbelthiere. Durch die Metamerie scheiden sie sich von den Tunicaten, zu denen, als der einzigen Abtheilung unter den Wirbellosen, nähere Beziehungen nachweisbar sind. Entferntere bestehen zu den Würmern, die ja auch für die meisten übrigen Stämme Verknüpfungen erkennen lassen.*«

Was sind nun aber »*Metameren*« nach GEGENBAUR? Die Antwort finden wir l. c. p. 64 ff.: »*Mit dem Wachsthum des Körpers zu bedeutenderer Länge sehen wir den Beginn der Zerlegung des Organismus in einzelne sich folgende Abschnitte, äußerlich bemerkbar durch trennende Einschnitte oder durch regelmäßige Vertheilung von Anhangsgebilden, Fortsätzen des Körpers; innerlich ausgeprägt durch die Anordnung der Organe nach den einzelnen sich folgenden Abschnitten. Wir bezeichnen diese Segmentirung des Körpers als Metamerie, die einzelnen Segmente sind Folgestücke, Metameren. Die den Körper gliedernde Metamerie beruht wiederum auf einer Differenzirung (?). Aus dem anfänglich Gleichartigen geht Verschiedenes hervor, und die einzelnen Metameren sind verschieden, sie sind etwas Neues im Gegensatz zum früheren Zustande, sie sind aber auch bei aller Gleichartigkeit verschieden unter sich, nämlich durch die ihnen zukommende Lage.*

Die Metamerie ist nicht überall, wo sie wahrnehmbar, gleich deutlich ausgeprägt. Bald zeigt sie sich an diesem oder jenem Organ oder Organsystem mehr als an einem anderen, und bei wieder anderen Organen kann sie gänzlich vermisst werden. Sie lässt Zustände des Beginnes und der nicht ausgeführten Beendigung mannigfach erkennen. Wo man sie am vollständigsten entfaltet antrifft, beherrscht sie den ganzen Organismus, ist an allen Organen ausgeprägt, so dass jedes Metamer seine besonderen Organe besitzt, und einzelne allen Metameren gemeinsame Organsysteme wieder nach den Metameren besonders differenzirt erscheinen (Bauchganglienkette). Der Organismus wird dadurch zu einem vieltheiligen. Daran knüpfen Zustände an, in welchen den Metameren eine selbständige Bedeutung zukommt. In dem Maße als ein Metamer die Abhängigkeit vom Gesammtorganismus durch die Ausbildung seiner eigenen Organe aufgiebt, emancipirt es sich vom Ganzen, und gewinnt die Befähigung zu freier Existenz. Daher leiten sich manche Erscheinungen ab, die man als Sprossung bezeichnet (Würmer).

Ein causales Moment für die Metamerie darf wohl, wie oben angedeutet, im Wachsthum gesucht werden. Man kann sich vorstellen, dass

mit dem Auswachsen des Körpers in die Länge an einzelnen daran theilnehmenden Organsystemen eine stellenweise, für den Organismus praktisch werdende Ausbildung Platz greift. So ist die äußerliche Metamerie mit der Beweglichkeit des Körpers in Zusammenhang zu bringen, und vielleicht nimmt von da aus die gesammte Erscheinung ihren Anfang. Manche Thatsachen sprechen dafür. Jedenfalls sind zahlreiche Beispiele für die allmähliche Ausbildung der Metamerie vorhanden, die nicht sofort an allen Organsystemen sich ausspricht. Eine sichere Begründung steht noch aus. Das gilt auch bezüglich des Zusammenhangs mit der Sprossung, die wiederum vom Wachsthum sich ableitet. In manchen Fällen hat es zwar den Anschein, als ob die Sprossung zur Metamerie hinführe, so dass die Metameren Sprossen vorstellten, die mit dem Organismus in Zusammenhang blieben, und nur in vereinzelten Fällen eine höhere Individualitätsstufe erreichten. Allein einer Verallgemeinerung der Bedeutung dieses Vorganges stehen viele Thatsachen unvollkommener Metamerie im Wege, so dass in ihm keineswegs der ausschließliche Grund der Metamerie gefunden werden kann.«

Dass aus den vorstehenden Darlegungen besonders klar würde, was ein Metamer, ein Segment sei, darf man wohl bezweifeln. Das Einzige, völlig Zweifellose in denselben erscheint mir das Bekenntnis »*Eine sichere Begründung steht noch aus!*«

Ich mache daraus Prof. GEGENBAUR nicht den geringsten Vorwurf. Die Frage: »was ist, wie entsteht ein Segment, ein Metamer?« ist in der That die schwerste, tiefstgehende, weitgreifendste, welche meines Erachtens in der Morphologie aufgeworfen werden kann. Fast jeder Autor, der sich daran versucht hat, sie zu lösen, geräth auf weitschweifige Auseinandersetzungen, die um so labyrinthischer werden, je sicherer er zu fühlen beginnt, er habe keine Antwort. Man classificirt, systematisirt, man erfindet neue und immer neue Kunstausdrücke, — aber Niemand vermag zu sagen: so entstand das erste Segment im Thierreich.

Wenn ich also nachstehend die obigen Auseinandersetzungen GEGENBAUR'S als nicht stichhaltig bezeichne, so ist diese Kritik nur in so weit eine vorwurfsvolle, als Prof. GEGENBAUR sich der zahlreichen Widersprüche hätte bewusst zeigen sollen, in die er sich verwickelt hat. Besseres und Definitives an die Stelle zu setzen, bin ich selber keineswegs im Stande: nur darum ist mir hier zu thun, die Metamerie nicht als Kriterium für eine Scheidung der Tunicaten und Vertebraten gelten zu lassen.

GEGENBAUR sagt, dass die Metamerie »*mit dem Wachsthum des Körpers zu bedeutenderer Länge beginne*«. Immer? Offenbar nicht. Nach

GEGENBAUR'S eigenen Worten (l. c. p. 138) »*zerfällt bei den Rotatorien der hintere Leibesabschnitt in Anpassung an die Bewegung in eine Anzahl von Segmenten*«. Die kleinsten Copepoden sind gleichfalls ausgezeichnet segmentirt. Beide Gruppen gehören gewiss zu den kleinsten Geschöpfen. Andererseits heißt es: »*Angedeutet ist die Metamerie bei den Nemertinen in einzelnen Organsystemen. Auch bei den Gephyreen ist sie noch keineswegs allgemein, denn mehrere Organsysteme stehen noch außerhalb ihres Bereiches.*« Nemertinen werden oft meterlang, Gephyreen sind voluminöse Thiere. Wieder heißt es: »*Mit der Ausbildung der Metamerie betritt der Organismus eine höhere Organisationsstufe.*« Andererseits lässt GEGENBAUR aber die nicht segmentirten Mollusken von gegliederten Thieren abstammen, so dass man nicht weiß, ob sie höher oder niedriger, primitiver oder abgeleiteter erscheinen.

Bei so schwankender Definition der Metamerie wird es wohl unthunlich sein, diese als Kriterium für eine Trennung der Tunicaten von den Vertebraten anzusehen. Wenn die Mollusken früher gegliedert waren, — was ich hier weder behaupte, noch leugne, — warum können dann die Tunicaten nicht auch gegliedert gewesen sein? Die Tunicaten werden als in genealogischer Beziehung mit *Amphioxus* stehend angesehen, jene als ungegliedert aber zu einem eigenen Thierstamm erklärt, dieser als gegliedert den Vertebraten angeschlossen. Man fragt: was waren denn für Einflüsse thätig, die den *Amphioxus* gliederten, ihn aus ungegliederten tunicatenartigen Vorfahren entwickelten? Und wie erklärt es sich, dass in der embryonalen Entwicklung die Gliederung des *Amphioxus* durch Urwirbel so sehr viel früher auftritt, als die Ausbildung der Kiemenspalten, des Herzens, der unpaaren Flossen etc. etc.? Wenn der ungegliederte, tunicatenähnliche Körper die Grundlage des *Amphioxus* und aller übrigen Wirbelthiere abgiebt, warum verkehrt sich denn die Reihenfolge dieser Bildungen in der Ontogenese der Vertebraten? Gerade die Scheidung in Kiemendarm und eigentlichen Darm sollen ja Tunicaten und Vertebraten gemein, — ja letztere von den ersteren oder von gemeinsamen Vorfahren überkommen haben: wesshalb also tritt diese Gemeinsamkeit nicht von vorn herein auf? Freilich wird an anderer Stelle wieder behauptet, das Kiemen s k e l e t t des *Amphioxus* lasse sich auf die Einrichtungen der übrigen Vertebraten nicht beziehen, »*beide stellen sehr verschiedene Typen dar*« (l. c. p. 492). Also bleiben nur die Kiemenspalten, ohne Skelett übrig, als homologisirbar. Diese wären dann wiederum mit den Kiemen-Einrichtungen der Tunicaten zu identificiren, welche letzteren somit in den heutigen Kiemenspalten der Fische wieder zu erkennen wären. *Amphioxus* wird

aber citirt zum Beweise, dass die Fische und übrigen Vertebraten einstmals unter ihren Vorfahren Thiere mit sehr viel mehr Kiemenspalten besaßen, als ihre heutigen Nachkommen. Danach also muss man annehmen, dass wenigstens die vordersten Kiemenspalten des *Amphioxus* mit den Kiemenspalten der heutigen Fische homolog sind, — und somit auch mit den Kiemenspalten der Tunicaten. Denn wollte man sagen, nur im Allgemeinen sei die Scheidung eines vorderen, der Athmungsfunction dienenden Abschnittes das Tunicaten und Vertebraten Gemeinsame, so hätte man entweder gar nichts gesagt, oder aber auf noch weiter zurückliegende Gemeinsamkeit hingewiesen, die man nicht näher charakterisiren kann. Denn wie athmet der vordere Darmabschnitt bei beiden Gruppen anders, als durch Kiemenspalten? Diese also müssen als gemeinsam, als homolog angesehen werden.

In der Charakteristik der Körperform der Vertebraten heißt es aber bei GEGENBAUR (l. c. p. 436 ff.):

»*Von größeren Körperabschnitten sind drei auch in den niedersten Abtheilungen unterscheidbar. Der vordere birgt eine respiratorische Vorkammer des Nahrungscanales und ist demgemäß (!) durch seitliche Durchbrechungen der Leibeswand ausgezeichnet. Er trägt die höheren Sinnesorgane und lässt bei den Cranioten durch Concrescenz und Differenzirung den Kopf entstehen.*

Der zweite Abschnitt, bei Amphioxus am dorsalen Theile ohne scharfe Grenze dem vorhergehenden sich anschließend, bildet den die Leibeshöhle mit ihren Contentis bergenden Rumpf, der nur durch die Canalöffnung vom letzten oder caudalen Körpertheil abgegrenzt ist, und damit diesen äußerlich wenig gesondert erscheinen lässt.

Diesen Abschnitten sind wir schon bei den Tunicaten begegnet. Bei den Ascidienlarven besitzt der vorderste, später zum Haupttheile des Körpers sich ausgestaltende Abschnitt die Anlage der Athemhöhle, und den die Sinnesorgane tragenden Theil des Nervensystems. Daran schließt sich eine wenig gesonderte Strecke mit dem Darmrohr, und geht ohne scharfe Grenze in den caudalen Abschnitt über. Die erste Ausprägung der Anlage des Kopfes oder seines Äquivalentes bei allen Vertebraten lässt ihn als den phylogenetisch ältesten Körpertheil deuten[1], *und giebt einen Fingerzeig auf jene Zusammenhänge ab.*«

Hiernach besaßen die Ascidien schon die Hauptabschnitte des Wirbelthierkörpers, — nur ohne Metamerie. Was brachte aber denn die

[1] Sollte wirklich ein Abschnitt, der den Kopf trägt, älter gewesen sein, als z. B. der After?

Nachkommen der Tunicaten, oder gemeinsamer Vorfahren, dazu, sich zu segmentiren? Oben hieß es: das Wachsthum des Körpers zu bedeutenderer Größe. Bleibt es aber auch bei den Tunicaten bei diesem Motive?

Suchen wir weitere Klarheit zu schaffen, z. B. durch die Sinnesorgane.

Das Auge der Vertebraten soll schon bei den Tunicaten vorgebildet sein (l. c. p. 551).

»*Das Auge der Wirbelthiere erscheint im Wesentlichsten ähnlich gebaut wie bei höher entwickelten Abtheilungen niederer Thiere, allein schon in der Ontogenie des Organs spricht sich ein anderer Typus aus, der nicht minder in der feineren Structur wiederkehrt. Wir haben desshalb keine unmittelbare Verknüpfung mit den relativ ausgebildeten Zuständen des Sehorganes anderer Thierstämme und treffen nur bei Tunicaten Andeutungen hierfür. Auch bei Ascidienlarven wird das Auge nicht direct vom Ectoderm her, sondern vom vorderen Abschnitte des Centralnervensystems angelegt. Viel tiefer steht das, was man bei Amphioxus als Auge bezeichnet: einen dem vorderen Ende des Centralnervensystems aufgelagerten variablen Pigmentfleck.*«

Das Auge der Wirbelthiere war also schon bei den Tunicaten vorgebildet.

Vom Gehörorgan sagt GEGENBAUR aus: es werde bei den Acraniern vermisst.

Vom Geruchsorgan heißt es: bei den Leptocardiern ist die Riechgrube unpaar.

Da aber auch das Auge der Tunicaten unpaar ist, so beweist diese Unpaarheit nichts gegen diese Homologisirung mit der Flimmergrube der Tunicaten; auch die Otolithenbläschen der Tunicaten könnten vielleicht homolog gedacht werden mit den gleichen Sinnesorganen der Vertebraten. Behauptet wird das aber nicht im »Grundriss der vergl. Anatomie«.

Waren nun aber all diese Organe angelegt, war auch die Chorda, der Ruderschwanz, der Darm, die Geschlechtsorgane, kurz Alles da — warum trat keine Segmentation ein? Warum erst bei den Stadien zwischen Tunicaten und *Amphioxus*?

Wir erhalten keine Antwort — wir bleiben in Widersprüchen stecken, die zu vermehren sehr leicht wäre, wollte ich noch aus dem Hauptwerke des Autors, aus den »Grundzügen der vergl. Anatomie 2. Aufl.« die auf p. 576 u. 577 gegebenen Auseinandersetzungen anführen.

Eins aber wird Jedermann aus den bisher citirten Äußerungen klar geworden sein: die außerordentlich große, zeitliche Entfernung, in welche nach der Autorität des hervorragendsten Vertreters der Tunicaten-*Amphioxus*-Abstammungstheorie die Tunicaten als Stammgruppe von den Vertebraten gesetzt werden. Diese zeitliche Entfernung möge man ermessen, wenn man bedenkt, dass vor der Segmentation des Wirbelthierkörpers doch kaum die Rede von der Ausbildung ihrer Spinalnerven, der Muskeln, der Blutgefäße in einer die heutige Vertheilung anbahnenden Disposition, der Kiemen etc. gewesen sein kann; dass noch viel weniger irgend eine Spur des Skelettes vorhanden gewesen, dass keine Segmentaltrichter, also auch keine Nieren, keine Flossen, keine Seitenlinie — kurz dass so gut wie nichts von den wirklich heute bei Fischen bestehenden Structuren vorhanden gewesen sein konnte.

Und dann möge man bedenken, wie viel Wahrscheinlichkeit für die Behauptung bestehe: die Hypobranchialrinne, diese höchst specialisirte Einrichtung des Tunicaten-Organismus habe sich in den *Amphioxus* fortgesetzt, sei bei Cyclostomen im *Ammocoetes*-Stadium noch vorhanden und werde in der Thyreoidea der höheren Thiere noch heute aufbewahrt!

Wenn ein solches Resultat aus den bisher angewandten phylogenetischen Methoden erwächst, dann ist es allerdings höchste Zeit, diese Methoden gänzlich über Bord zu werfen.

Anders stellt sich dies genealogische Verhältnis aber, wenn Fische, cyclostomenartige Fische als Vorfahren sowohl des *Amphioxus*, als der Tunicaten angenommen, und Reduction und Degeneration als die Ursachen ihrer so kümmerlichen heutigen Organisation betrachtet werden.

Die Tunicaten sind danach unmittelbare Abkömmlinge von cyclostomenähnlichen Fischen. Ein zuverlässiger Anhalt für die Richtigkeit dieser Annahme ist erbracht durch den Nachweis der Homologie der Hypobranchialrinne mit der Thyreoidea des *Ammocoetes*, und der sog. Schlundwimperrinne mit der Pseudobranchialrinne. Dass die Wimperrinne des *Ammocoetes* unmittelbar aus der Umwandlung der Pseudobranchie, d. h. desjenigen entodermalen Kiemensackes entsteht, welcher der Pseudobranchie der Fische homolog ist, lehrt die jeden Augenblick zu wiederholende Beobachtung. Wie die Wimperrinne der Tunicaten mit jener des *Ammocoetes* zu homologisiren ist, habe ich in der obigen Auseinandersetzung anzudeuten versucht. Ihre Lagerung, ihre Einmündung am Beginn der Hypobranchialrinne, ihre Nachbarschaft mit

einem großen Gefäß, erschienen mir zuverlässige Stützpunkte. Dass es auf den ersten Blick paradox erscheint, in einer Wimperrinne der Ascidien, dieser unförmlichen Säcke, das Homologon der Spritzlochkieme der Haifische, der Pseudobranchie der Teleostier, der Tuba Eustachii der höheren Vertebraten und des Menschen wieder erkennen zu sollen, will ich gern zugeben — aber Schuld an dieser scheinbaren Paradoxie bin nicht ich, sondern die bisherige Tradition, welche sich kurzsichtig und halsstarrig erwies. Nimmt man einmal die hier behauptete Homologie als bewiesen an, so zweifle ich nicht, dass auch eine Menge anderer Probleme der Tunicaten-Organisation sich leicht auflösen werden, und ich würde schon jetzt darauf eingehen, die Analyse der Tunicaten-Organisation in phylogenetischer Beziehung weiterzuführen, wäre es nicht von Wichtigkeit, zuvor weitere Analysen des Fischkörpers vorzunehmen.

Nur Eins möchte ich noch aussprechen.

Wenn wir also bei den Tunicaten so energische Reductionsprocesse einer ursprünglich hohen und höchsten Organisation annehmen dürfen: lässt sich nicht ein Einblick in die Agentien dieses Processes thun? Lassen sich nicht wenigstens begründete Vermuthungen aussprechen über die Einflüsse, welche aus den seiner Zeit im Meere dominirenden Vorfahren der Tunicaten so verkommene Geschöpfe wie die Appendicularien *Botryllus*, *Pyrosoma*, Salpen etc. der Gegenwart hervorgehen ließen? Wo war der Ausgangspunkt, welcher aus den gemeinsamen, hoch organisirten Stammformen der Fische und Cyclostomen Gestalten hervorbrachte, die sie so gänzlich von jenen verschieden erscheinen ließen, dass sie vor wenigen Jahren noch als Molluscoiden, dann als Würmer und jetzt als Tunicaten, Urochordaten etc. von einer Stelle des Systems zur anderen verwiesen wurden, also ein wahrhaft vagabundirendes Dasein führten? Welches Primum movens bewirkte ihre Umformung?

Ich habe mich früher bemüht, die degenerirenden Einflüsse des Cyclostomen-Lebens hervorzuheben, und aus diesen wenigen uns erhaltenen Typen die Gesichtspunkte zu gewinnen, welche zur Erklärung des Tunicaten-Stammes zu brauchen sind. Thiere, welche nicht mehr im Stande sind, oder es nicht mehr zu sein brauchen, im offenen Kampf ihr Dasein durchzusetzen, welche zur Beschaffung ihrer Nahrung den Weg parasitischen Lebens beschreiten, sind immer in Gefahr, — oder, wenn man andere Beurtheilungsmaximen anwendet, — sind immer in der Lage, Vieles von der ererbten Ausrüstung aufzugeben und mit weniger complicirten Mitteln ihr Dasein zu führen. Ein Haifisch braucht

starke Angriffs- und Vertheidigungswaffen, um seine Existenz zu führen; seine Sinnesorgane müssen gut entwickelt, seine Spürkraft — sei es Nase, Augen oder Ohren — in gutem Stande sein, falls er im Kampf ums Dasein nicht untergehen soll. Hätte er nur mächtige Kiefer und Zähne, ohne jene Spürorgane, so würde er es nicht weit bringen. Hätte er nur gute Sinnesorgane ohne starke Angriffswaffen, wäre er gleichfalls unfähig sich zu halten. Leider kennen wir zu wenig von seiner Existenzweise, um uns Rechenschaft davon zu geben, wie alle seine Organe wirken, welche Kräfte er wirklich besitzt, und für welche Situationen er, gerade so wie er ist, am besten ausgerüstet ist. Mit anderen Fischen und Seethieren geht es uns leider nicht besser: wir sind aufs Rathen angewiesen, — die Forschung hat theils der technischen Schwierigkeiten wegen, theils aus den ihr innewohnenden Entwicklungsgründen wenig Gelegenheit gehabt, nach jener Richtung zu arbeiten. Hoffentlich wird sie diesem Mangel in Bälde abhelfen. Wir können aber wohl verstehen, dass ein Fisch, der rasch und sicher zu schwimmen im Stande ist, andere Lebensvortheile hat, als ein langsam sich dahin schlängelndes Geschöpf; und wir werden uns daher nicht wundern, wenn die weniger raschen Schwimmer allmählich es aufgeben, im offenen Meere mit den ihnen hierin überlegenen Geschöpfen zu concurriren. Schlechte Schwimmer werden genöthigt sein, auf andere Weise für ihre Erhaltung, activ und passiv, zu sorgen: sie werden ihre Nahrung eben da suchen, wo sie auch leichter ihren Feinden entgehen, sie werden sich auf das Belauern, auf das Überfallen aus dem Hinterhalt einlassen, und damit bald die Fähigkeit des kräftigen Schwimmens gänzlich verlieren. Sie werden dann suchen, sich in Felsritzen, in Grotten etc. zu verstecken, werden sich an den Meeresgrund zurückziehen, eventuell sogar ganz in denselben einwühlen. Vielleicht haben die Vorfahren der Cyclostomen es auf diese Weise gelernt, sich an schlafende Fische anzusetzen, oder todte Fische zu fressen, — vielleicht fingen sie so an, Schlamm zu verschlucken, und dabei die organischen Elemente desselben zu ihrer Ernährung zu verwenden. Welche einzelnen Etappen dabei zurückzulegen waren, um aus einem normalen, mit Kiefern und Zähnen ausgestatteten Beißmaule ein Saugmaul herzustellen, mag dahingestellt bleiben: aus der Homologie des Kiemenapparates, den die »V. Studie« zum Theil behandelte, schien hervorzugehen, dass in der That Kiefer und ein Beißmaul vor dem kieferlosen Saugmaul vorhanden gewesen seien.

War aber einmal das Ansaugen gegeben, war ferner das Vergraben in Sand und Schlamm als sicheres Versteck gegen übermächtige Verfolger adoptirt, — nun so ist von da aus die Lebensweise des *Amphioxus*

und der Tunicaten nicht allzu schwer zu begreifen. Dann ist die Existenz des Ersteren und damit seine Structur als degenerirter Fisch gar nicht schwer zu verstehen. Dass er keine Augen, keine Ohren, eine schlechte Nase hat, ist dann eben so begreiflich, wie dass er keine Flossen, kein Skelett, kein complicirtes Gefäßsystem etc. besitzt. Was soll er damit? Das Verschlucken von Sand, resp. der im Sande oder im Wasser suspendirten organischen Elemente kann geschehen ohne Augen, Gehörorgane und mit mäßigem Geruchsvermögen. Flossen zum Steuern beim Schwimmen braucht der nicht, der nicht schwimmt, ein Skelett nicht, der keine complicirten und raschen Bewegungen macht; viele und verwickelte Gefäßbahnen sind überflüssig, wo wenig und einfache Organe bestehen. Dies Alles sind Einsichten, die aus der Darwin'schen Theorie eo ipso zu folgern sind.

Andererseits ist alles Ansaugen und Festwachsen bei Geschöpfen aller Thierclassen mit den gewaltigsten Eingriffen in ihre ganze Structur verbunden. Wenn also die Vorfahren der Tunicaten, cyclostomenartige Fische, sich ansaugten, vielleicht einige ihrer nicht mehr als Kiemenspalten verwendeten Einstülpungen des Ectoderms zunächst als temporäre, allmählich aber als dauernde Saugnäpfe verwendeten, — nun so verloren sie zunächst ihre Schwimmorgane, vor allen Dingen also den Schwanz und so viel vom Rumpf, als sie entbehren konnten, vor Allem aber auch ihre Metamerie und bilaterale Symmetrie. Waren sie aber einmal festgewachsen, — was hätten sie noch für Verwendung für hoch organisirte Sinnesorgane? Gegen Feinde konnten sie sich doch nicht wehren, und ihre Beute konnte dicht an sie herankommen, sie hatten keine Greiforgane, sie festzuhalten. Sind nicht die Cirripeden auf gleiche Weise gänzlich umgestaltet und aus beweglichen Schwimmern zu jenen sonderbaren Gestalten der Lepadiden und Balaniden herabgesunken? Im »Ursprung der Wirbelthiere« habe ich die vermuthlichen Gründe angegeben, welche die Rhizocephalen zu so kümmerlichen, nur noch die Geschlechtsorgane beherbergenden Säcken werden ließen: — die Parallele mit den Ascidien ist in der That nicht abzuweisen. Wie weit in einzelnen Fällen dies Herabsinken gehen kann, ist wohl a priori nicht festzustellen: wir haben gar keinen Grund, es nicht für eben so unbegrenzt zu halten, wie die Vervollkommnungsmöglichkeit.

Es ist nun aber interessant, zu betrachten, welche Einflüsse solches Degeneriren auf die Ontogenie der degenerirten Geschöpfe hat. Wenn irgend wo, so ist auf diesem Gebiet der bisherige Dogmatismus noch ungebrochen. Wohin man sieht, wird die »einfache« Entwicklung des *Amphioxus*, der Tunicaten als das Paradigma citirt, nach welchem die

Wirbelthier-Entwicklung zu verstehen sei. Die Gastraeatheorie, die Coelomtheorie, sind auf diese »einfachsten« Typen zum größten Theile gestützt. Es ist freilich wahr, auch die übrigen Typen haben ihre Beisteuern zu diesen Werken der philosophirenden Morphologie geliefert: die Schwämme und Coelenteraten für die Gastraea, *Sagitta* für das Coelom. Aber dieselben principiellen Vorfragen, welche hier für *Amphioxus* und Tunicaten gestellt und entschieden wurden: sind sie primitiv oder reducirt? müssen erst für jene gestellt und zu beantworten gesucht werden, ehe die weitere Frage spruchreif wird: wie sind die Erscheinungen ihrer ontogenetischen Entwicklung zu beurtheilen? Die Larvologie wird ein anderes Gesicht annehmen, wenn einmal entschieden ist, dass die wimpernde Larve des *Amphioxus* zunächst nicht als Recapitulation eines Urzustandes, vielmehr als Interpolation eines gewaltig veränderten und reducirten Entwicklungsganges zu betrachten ist. Was konnte klarer scheinen, als die Disposition der Furchungsballen und ihrer Keimblätterderivate bei *Amphioxus* und den Ascidien? Was einfacher und beweisender? Sah es nicht aus, als ob dieser einfache Entwicklungsmodus unmittelbar aus den Händen der die ersten Organismen zeugenden Natur hervorgegangen sei? Und nun soll eine Welt von Complication erst stattgefunden haben, und diese Complication soll wieder gänzlich verschwunden sein, um den Schein der primitivsten Ursprünglichkeit übrig zu lassen? Was bleibt dann noch sicher, wenn dieser Grundstein schwankt?

Ich bedauere, dass ich es nicht zu sagen weiß, was s i c h e r bleiben wird; ich meine aber, Eins wird s i c h e r e r werden, als es bisher war: nämlich die Methode genealogischen Forschens in der Morphologie.

In der kleinen Schrift »der Ursprung der Wirbelthiere« war ich so dreist, zu sagen, »*in dem Princip des Functionswechsels erwächst der genealogischen Forschung ein Schlüssel, dessen Zuhilfenahme bei Anwendung aller übrigen embryologischen, paläontologischen, vergleichend-anatomischen und physiologischen Untersuchungsmethoden die Lösung verwickelter Probleme in Aussicht zu rücken scheint. Es war bisher die gefährlichste Klippe genealogischer Untersuchungen, dass sie auf einseitig morphologischer Basis geschahen, ohne anders als gelegentlich und durch den sehr allgemein gehaltenen Ausdruck »Anpassung« an physiologische Elemente zu erinnern. Der Begriff des Functionswechsels ist rein physiologisch, er enthält die Elemente, aus denen vielleicht allmählich eine Entwicklungsgeschichte der Functionen hervorgehen wird, aber gerade darum wird er auch von großem Nutzen für die Morphologie, für die Entwicklungsgeschichte der Structuren sein, die ja schließlich nur der zur*

Gestalt projicirte Inhalt und Verlauf der Functionen sind und ohne diese nicht gedacht werden können.«

Ich bin heute, nach Verlauf von zehn Jahren, noch derselben Meinung geblieben, und habe manchmal wahrzunehmen geglaubt, dass die Anschauungsweise, deren Wesen ich in die Definition des Functionswechsels zusammenzufassen suchte, an verschiedenen Stellen bereiteren Eingang gefunden hat, als ich selbst, den dominirenden Traditionen zufolge, anfänglich glaubte.

Das Essentielle in der Anwendung des Princips des Functionswechsels in der phylogenetischen Forschung besteht in dem Aufsuchen der einzelnen, allmählich auf einander gefolgten Phasen der Umwandlungen der verschiedenen Organe. Die bisherige sog. »vergleichende« Untersuchung begnügte sich, so weit sie vergleichend anatomisch sein wollte, mit der Untersuchung der Kategorien von Lagerung und Anordnung, um Homologie-Bestimmungen vorzunehmen: wo sie vergleichend embryologisch verfuhr, nahm sie auch noch die Identität der Ursprungs-Beziehungen mit in die Rechnung auf. Das Resultat dieser Untersuchungen war dann eben die Feststellung von Homologien, und damit begnügte sich die vergleichende Anatomie. Das Problem der Phylogenie setzt aber damit erst ein: gerade eine festgestellte Homologie wird ihr der Gegenstand einer Untersuchung, welche erst dann erledigt ist, wenn sie im Stande gewesen aus der Berechnung der jeweiligen Structur und Function des behandelten Organes die Art und den Weg der Umwandlungen wahrscheinlich zu machen, welcher zwischen dieser Structur und Function und der Structur und Function desselben Organs auf einer früheren genealogischen Stufe seines Trägers angenommen werden muss. Zur Anstellung solcher Untersuchungen reicht die bisherige Methodik der Morphologie keineswegs hin: auch die sorgfältigsten mikroskopischen Untersuchungen helfen uns nichts, wenn wir nicht in umfassendster Weise die Lebensweise und Existenzbedingungen der Thiere vom Augenblick ihres Gezeugtwerdens bis zum Moment ihres Todes kennen zu lernen suchen.

Die Überzeugung von der Nothwendigkeit, die morphologischen Studien wieder in engsten Zusammenhang mit physiologischen und biologischen Untersuchungen zu bringen, ward in mir sehr lebendig, als ich den Versuch machte, die Stammesgeschichte der Crustaceen zu bearbeiten, und von diesem Versuch unmittelbar zu der größeren Aufgabe überging, die Stammesgeschichte der Vertebraten zu behandeln. Diese Überzeugung ist das eigentliche Motiv gewesen zur Erbauung der Zoologischen Station mit ihrem Aquarium, in welchem ein erstes Organ zur

unmittelbaren Beobachtung des wirklichen Thierlebens im Meere geschaffen ward. Einen weiteren Schritt unternahm ich durch die Verwendung der modernen Taucherapparate zu Beobachtungszwecken im Meere selber, — ein dritter und hoffentlich entscheidender wird erstrebt durch die Erbauung und Einrichtung eines physiologischen Laboratoriums und eines größeren, als schwimmendes Laboratorium zu benutzenden Dampfschiffs.

Mit solchen Beobachtungs- und Forschungsmitteln ausgestattet, wird es möglich sein, die Morphologie aus ihrer vielleicht nothgedrungenen Einseitigkeit zu befreien und neue Bahnen zu öffnen, über die ich hoffentlich bald in der Lage sein werde, weitere Mittheilungen machen zu können.

Nachtrag.

Die VII. Studie ist, so wie sie oben abgedruckt worden, von mir schon im Juli 1883 niedergeschrieben und sollte gleichzeitig mit den Studien IV—VI veröffentlicht werden. Dass es nicht geschah, hat seinen Grund theils in dem Mangel an Zeit, die erforderlichen Abbildungen fertig zu stellen, theils in dem Wunsch, von einer Untersuchung der Ganoiden- und Teleostier-Entwicklung speciell noch die den Mund, die Kiefer, das Zungenbein und die Pseudobranchie betreffenden Abschnitte zu erledigen, um Definitives liefern zu können. Leider haben sich meine Hoffnungen, Stör-Embryonen und eine lückenlose Serie von Lachs-Embryonen zu erhalten, noch nicht ganz verwirklicht: ich gebe daher einstweilen nur die vorliegenden Resultate der Selachier-Entwicklung.

Inzwischen sind neue Arbeiten erschienen, welche sich z. Th. mit den in dieser Studie behandelten Problemen oder mit dem allgemeineren Problem der Wirbelthier-Morphologie und Phylogenie befassen, und darum von mir noch an dieser Stelle eine nachträgliche Berücksichtigung verlangen.

Diese zwei Arbeiten sind:

Albrecht, Sur la valeur de la Trompe d'Eustache et les dérivés de l'arc palatin, de l'arc mandibulaire et de l'arc hyoidien des Vertébrés, suivi de la preuve que le »symplectico-hyomandibulaire« est morphologiquement indépendant de l'arc hyoidien. Communication faite à la Société d'Anatomie Pathologique de Bruxelles. 1884.

Ahlborn, Über die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschr. f. w. Zoologie XL. p. 309—330.

Prof. ALBRECHT hat sich die Ermittelung der morphologischen Beziehungen der Tuba Eustachii zum Problem erwählt, und ist in Folge dessen natürlich auch auf die Verhältnisse des Spritzloches, seines Knorpels und der umliegenden Kiefer- und Zungenbein-Knorpel und Knochen eingegangen. Ich werde ihm nicht auf das ganze Gebiet folgen, sondern nur die auf p. 6—15 erörterten Bildungen der Selachier berücksichtigen.

ALBRECHT findet, wie ich, dass das Hyomandibulare mit Unrecht als ein Theilstück des Hyoid angesehen werde und kritisirt mit Recht auf p. 12 in einer Anmerkung die Art, in welcher GEGENBAUR sich einen Beweis für diese These zurecht gemacht hat. Leider aber verfällt ALBRECHT seinerseits in fast noch bedenklichere Fehler, wenn er die Behauptungen aufstellt:

1) dass das Hyomandibulare der dorsale Theil eines Visceralbogens sei, dessen ventraler durch die Mandibel dargestellt werde;
2) dass das dorsale Stück des Zungenbeinbogens der Haie nicht chondrificirt sei, vielmehr durch ein Ligament repräsentirt werde, durch welches das ventrale Stück des Zungenbeins, das sich am Hyomandibulare inserirt, am Schädel befestigt werde;
3) dass der Spritzlochknorpel das dorsale Stück eines Visceralbogens sei, dessen ventrales durch die Maxille repräsentirt werde.

Hätte Herr Prof. ALBRECHT die Embryologie der Selachier ausreichend consultirt, so würde er schwerlich so bestimmte Behauptungen aufgestellt haben, die man am besten mit seinen eigenen Worten charakterisirt (l. c. p. 12) »ce fait démontre encore et encore combien il est difficile de s'en tenir, en anatomie comparée aux faits et de ne pas être emporté dans le pays des réves par la trop séduisante tendance à spéculer[1]«. Von einer gemeinsamen Anlage des Hyomandibulare und Mandibulare ist in keinem der bisher zu meiner Kenntnis gekommenen Selachier-Embryonen das Geringste wahrzunehmen: und bis nicht zwingend nachgewiesen ist, dass ein knorpliger Kiemenbogen an verschiedenen Stellen seine Bildungscentra besitzen kann, muss angenommen werden, dass getrennt chondrificirende Theile auch Theile verschiedener Bogen

[1] Zum Beweise dieser Sentenz diene auch, dass Prof. ALBRECHT auf p. 30 derselben Schrift behauptet, er habe bei Teleostiern die äußere Öffnung des Spritzloches aufgefunden! Bekanntlich aber schließt sich das Spritzloch schon im Embryo der Teleostier — die Öffnung, welche ALBRECHT gefunden haben will, kann also nur der Austrittscanal des N. facialis oder eines Blutgefäßes sein.

Dass die Deutung des Symplecticum der Teleostier ebenfalls unrichtig ist, werde ich in einer späteren Studie erweisen.

sind. Wenn für das Hyomandibulare ein ventrales Stück fehlt, so kann ein solcher Mangel dadurch erklärt werden, dass eine Theilung des betreffenden Bogens unterblieben ist in Folge veränderter Function oder verminderten Volums.

Was dann die These anlangt, das Hyoid der Selachier werde in seinem dorsalen Theile durch ein Ligament repräsentirt, so habe ich oben nachgewiesen, dass bei den Rochen das Hyoid vollständig vorhanden ist in seinen vier typischen Gliedern, und seinen von den mittleren derselben ausgehenden Knorpelstrahlen, und bei den Haifischen eine Verschmelzung der dorsalen Stücke mit dem Hyomandibulare schon im Embryo geschieht. Die Anwesenheit der dorsalen Kiemenstrahlen des Hyoids bei Haifischen, eben so wie bei Rochen, ist der beste Beweis, dass der dorsale Theil des Hyoids nicht zu einem Ligament umgewandelt ist.

Wenn schließlich Prof. ALBRECHT die Visceralbogen als Kopfrippen zu betrachten fortfährt, so ist das eine Anschauung, die nach den in der VI. Studie zur Urgeschichte gegebenen Darlegungen nicht länger festgehalten werden kann, — eine Anschauung, in deren Bekämpfung Schreiber dieser Zeilen die Zustimmung des Autors des zweitgenannten der obigen Autoren gefunden hat, dessen Werk er jetzt zu besprechen unternimmt.

Wie schon der Titel der Schrift des Dr. AHLBORN andeutet, behandelt dieselbe eines der größten und ältesten Probleme der Wirbelthiermorphologie: die Frage nach der Segmentation des Wirbelthierkörpers. Dr. AHLBORN gedenkt in einer Anmerkung auf p. 324 auch meiner fast gleichzeitig verfassten Studien IV—VI und sagt: »DOHRN kommt unter viel weiteren Gesichtspunkten u. A. ebenfalls zu dem Schluss, dass die Bogen des Visceral-Apparates nichts mit den Rippen zu thun haben, und auch sonst besitzen seine Resultate viel Übereinstimmendes mit den meinigen.«

Ich bedaure, den letzten Theil dieser Äußerung nicht ohne Widerspruch lassen zu können. Ich glaube im Gegentheil, dass Dr. AHLBORN und ich mehrfach entgegengesetzte Anschauungen zu erweisen suchen. Schon der Satz, welchen Dr. AHLBORN gleich auf die Anmerkung folgen lässt, widerspricht meinen Überzeugungen. »Die Rippen sind segmental, die Kiemenbogen nicht,« sagt Dr. AHLBORN, und sucht zu erweisen, dass die ursprüngliche Segmentation des Wirbelthierkörpers nur auf die Urwirbel, nicht aber auf die Seitenplatten, die Darmdivertikel, ja nicht einmal auf das Nervensystem sich erstreckt habe.

Dass eine solche Ansicht hat ausgesprochen und in so anziehender

Weise plausibel gemacht werden können, deutet darauf hin, wie unter der Herrschaft der bisherigen Methoden und Anschauungen morphologisch-phylogenetischer Forschung die Kriterien fehlen, um zu einigermaßen sicheren oder gar zwingenden Resultaten zu gelangen. Obschon es schwer ist, irgend Jemand zu überführen, er wende nicht die richtige Methode an, — schon aus dem einfachen Grunde, weil der Überführende selbst kein sicheres objectives Kriterium besitzt, dass er eine bessere Methode beobachte, — so ist es, wenn nicht geboten, doch jedenfalls erlaubt, die Resultate der einen Auffassung mit den logischen Werkzeugen einer anderen zu prüfen und so allmählich, in einer Art von Kampf ums Dasein der Auffassungen, zu einer Gemeinsamkeit zu gelangen, der eine wenigstens relative Wahrscheinlichkeit und Dauer zukäme.

Der Verfasser nimmt seinen Ausgangspunkt von den bekannten Aufstellungen GEGENBAUR's. Er sagt: »*Der große Vorzug der Segmenttheorie Gegenbaur's beruht offenbar darin, dass sie nicht ausschließlich auf die im Allgemeinen secundären osteologischen Verhältnisse des Schädels gestützt ist, wie die alte Wirbeltheorie, sondern dass sie die schon frühzeitig auftretende Metamerie der Nerven und der Respirationsorgane zur Grundlage hat. Aber in diesem Vorzuge liegt auch zugleich ihre schwache Seite, und diese besteht in der nicht bewiesenen Annahme, dass die Metamerie der Hirnnerven und die Metamerie des Visceralskelettes dieselbe Segmentirung des Körpers zum Ausdruck brächten, wie im Rumpfe die Spinalnerven und die Rippen.*«

Darauf bemüht sich Dr. AHLBORN im Anschluss an GÖTTE's Arbeiten über die Unke, und mit Hilfe seiner eigenen anatomischen Untersuchungen an *Petromyzon Planeri* auf verlässliche Kriterien der Abgrenzung der Kopfsegmente zu gelangen. Ich kann auf diese Argumentation nicht eingehen, weil ich sonst wieder in die Lage käme, unveröffentlichte und keineswegs leicht darstellbare Facta als bewiesen anzunehmen, ohne sie den Lesern vorzulegen. Dass der Hypoglossus in der AHLBORN'schen Auseinandersetzung eine wichtige Rolle spielt, ist für Jeden, der die schwierigen Fragen dieser Grenzregion von Kopf und Rumpf durchdacht hat, eben so selbstverständlich, wie zugleich auch ein Warnungszeichen, vorsichtig zu sein.

AHLBORN bespricht dann die Entdeckung der Kopfhöhlen seitens BALFOUR's, die Weiterführung der daran sich schließenden Fragen nach der Vertheilung der Nerven durch MARSHALL und betont vor Allem die Bedeutung der VAN WIJHE'schen Unterscheidung von dorsaler und ventraler Trennung dieser Mesoderm-Bildungen des Kopfes.

Mit VAN WIJHE's Arbeit scheint dem Verfasser das letzte Wort über die Segmentation des Kopfes gesprochen zu sein. Er sieht in ihr: »*den positiven Nachweis, dass die von der Branchiomerie unabhängige Mesomerie, die Marshall bereits im vordersten Kopftheile beobachtet hatte, sich über den ganzen Kopf erstreckt und eine typische Segmentirung ist, welche entwicklungsgeschichtlich vollkommen mit der primären Metamerie der Mesoblastsomiten des Rumpfes übereinstimmt*«.

Ich habe schon weiter oben, auf p. 8 betont, dass die VAN WIJHE'schen Angaben und Auffassungen von beträchtlicher Bedeutung seien; ich kann aber keineswegs anerkennen, dass durch sie das Problem von der Segmentation des Kopfes als gelöst angesehen werden könnte. Ob eine Lösung dieses Problems überhaupt je mit Sicherheit gegeben werden könne, ist doch auch eine Frage, die es wohl der Mühe lohnt, einmal bestimmt zu stellen.

Dr. AHLBORN bezieht sich auf p. 311 auf GÖTTE's vermeintlichen Nachweis, der Amphibienkopf ließe vier Segmente erkennen, denen der Werth von Urwirbeln zukäme. Nachher schließt er, da aus VAN WIJHE's Arbeit hervorginge, dass neun Segmente bei den Selachiern vorhanden wären, und die drei Hypoglossus-Segmente bei Selachiern, *Petromyzon* und Amphibien als homolog anzusehen seien, dass das von GÖTTE als vorderstes Segment des Amphibienkopfes betrachtete, vielmehr einem Segmentcomplex von sechs Segmenten gleichzusetzen sei. »*Dass es bei den Amphibien gelingen könnte, alle die neun Schädelsegmente (der Selachier) nachzuweisen, ist zwar nicht undenkbar, allein wir dürfen es bei der intensiven Untersuchungsart Götte's nicht erwarten; Götte würde die Segmente wahrscheinlich auch gesehen haben. Was nun so eben von den Amphibien gesagt ist, muss auch für alle übrigen Wirbelthiere gelten.*« Bei aller Hochachtung für die ausgezeichneten Arbeiten GÖTTE's möchte ich meinerseits doch stärkere Reserven machen: ihre Berechtigung werde ich später erweisen. Aber hat Dr. AHLBORN nicht daran gedacht, dass, wenn es schwierig ist, bei den Amphibien Segmentgrenzen nachzuweisen, ähnliche Schwierigkeiten auch bei den Selachiern bestehen könnten? Was verpflichtet die Selachier, die definitive Segmentzahl des Wirbelthierkopfes in aller Reinheit uns zu übermitteln? Wenn die Amphibien sechs Segmente zu e i n e m haben reduciren gekonnt, oder wenigstens dies so scheinbar machen, dass ein Beobachter wie GÖTTE sie positiv als nur e i n Segment beschreibt, warum können nicht auch bei den n e u n Segmenten der Selachier solche Zusammenziehungen stattgefunden haben, welche unseren bisherigen Beobachtungen und Berechnungen entgangen sind? Ich meinerseits bin positiv davon über-

zeugt, dass solche Reductionen auch bei Selachiern sich zeigen, und nehme nicht den geringsten Anstand, bei meinen eigenen Versuchen der Lösung dieser Fundamentalfragen, die Selachier nur als den relativen Ausgangspunkt zu betrachten und in ihnen schon nach Anzeichen einer viel bedeutenderen Gliederung zu suchen, als sie uns in den Spaltungen des Kopfmesoderms gegeben sind. Ich bin weiterhin der Meinung — und habe die bezüglichen Erfahrungen reichlich gemacht — dass Eines die factischen Vorgänge dieser Gliederung des Mesoderms sind, ein Anderes aber unsere Möglichkeit, sie in ihrer objectiven Reinheit zu beobachten, und ein Drittes gar, sie richtig zu deuten. Dass VAN WIJHE die Branchiomerie als ein wesentliches Kriterium für die Erkenntnis der Segmentbildung des Kopfes ansieht, glaubt Dr. AHLBORN auf seine noch nicht völlig gelungene Emancipation von den GEGENBAUR'schen Anschauungen schieben zu dürfen: ich vermuthe, VAN WIJHE wird einer solchen Interpretation nicht zustimmen. Und vom Schreiber dieser Zeilen wird Niemand den Verdacht haben, er mache sich einer allzu großen Deferenz für die GEGENBAUR'sche Autorität schuldig, wenn er in dieser Frage sich rückhaltlos auf die Seite des berühmten Urhebers der bisher geltenden Segmenttheorie des Schädels stellt, so weit sie ihre Kriterien eben sowohl in den Kiemenbogen und den Kopfnerven, wie bei irgend welchen anderen Structuren des Kopfes sucht. Meiner Meinung nach darf gar keine Organsphäre bei diesen Ermittelungen unberücksichtigt bleiben, und die Bevorzugung der Nerven vor den Gefäßen, der Knochen oder Knorpel vor den Muskeln hat keinen gesunden Boden.

Dass die Kiemenbogen den Rippen nicht homodynam seien, behaupten Dr. AHLBORN und ich in gleicher Weise, dass aber »*die Metamerie der Kiemenbogen thatsächlich nichts Anderes sei, als eine durch die primäre Branchiomerie des Darmes bedingte Gliederung, welche von der Segmentirung des Mesoderms vollständig unabhängig ist*«, halte ich keineswegs für richtig, und für geradezu bedenklich die Art, wie Dr. AHLBORN seine These beweisen will. Er sagt:

»*Nach den Darstellungen Götte's entsteht der Zungenbein- oder Hyoidbogen der Anuren aus dem zweiten oder drittletzten Schädelsegment, welches, wie wir sahen, dem siebenten der Selachier complet homolog ist. Bei diesem letzteren dagegen entsteht der Hyoidbogen nach Balfour aus der dritten Kopfhöhle, und nach den genaueren Untersuchungen von Van Wijhe in der Verlängerung des dritten und vierten Myotomes, während die Verlängerung des siebenten Somiten erst die fünfte Visceralbogenhöhle (3. Kiemenbogen) umfasst. Hier*

zeigt sich also, dass homologe Branchiomeren in ganz verschiedenen Mesomeren liegen, und dass der Hyoidbogen der Anuren einem, und der der Selachier zwei Segmenten entspricht.«

Vorausgesetzt wird, dass all diese Beobachtungen richtig und die Deutungen übereinstimmend sind. Selbst dann aber müsste jeder Morpholog Bedenken tragen, ohne Weiteres zu folgern, der Hyoidbogen könne bei so nahe verwandten Thieren an zwei verschiedenen Localitäten entstehen. Denn was heißt »homologe Branchiomeren liegen in verschiedenen Mesomeren« anders, als dass sie in ihnen entstanden sind? Wären sie bloß durch nachträgliche Verschiebungen in andere Mesomeren gerathen, nun so könnte das ja nicht als beweisend für ihre ursprüngliche Zugehörigkeit betrachtet werden, und um die allein kann es sich hier handeln. Dr. AHLBORN scheint freilich eine solche Möglichkeit von vorn herein ausschließen zu wollen bei Erörterung der Beziehungen des Hyoidbogens der Petromyzonten, wo seiner Äußerung zufolge »*die Selbständigkeit der Branchiomerie sich noch viel auffallender zeigt*«. Unglücklicherweise stüzt sich AHLBORN in seiner Argumentation auf die Arbeiten seiner Vorgänger, nicht auf eigene, umfassende Untersuchungen, und so verfällt er von vorn herein in Widersprüche und Irrthümer. In der That ist es ein eigenes Schicksal, welches das für morphologisch-phylogenetische Fragen so wichtige Wirbelthier, *Petromyzon*, seither in der allerungenügendsten Weise hat untersucht werden lassen. Wie schon aus der III. Studie zur Urgeschichte hervorging, war die Natur der Hypophysis Niemand bekannt; in der V. Studie ward das Knorpelskelett seiner wahren Bedeutung nach geschildert, in der folgenden VIII. Studie ist die Pseudobranchie kennen gelehrt worden — und ich habe schon früher angedeutet, dass ich auch die Rudimente der hinteren Extremität gefunden habe.

Mit einem so ungenügend bekannten Organismus so fundamentale Fragen entscheiden zu wollen, ist um so bedenklicher, als die absonderliche Lebensweise der Petromyzonten auf allerhand Anomalien der Structur vorbereiten muss, die eben eine Erklärung von Fall zu Fall verlangen, aber um so weniger Grund zu großen morphologischen Deductionen in der oben bezeichneten Richtung geben können. Wenn also Dr. AHLBORN (l. c. p. 323) sagt:

»*Führen wir nun den Vergleich durch, so liegt die Pseudobranchialspalte von Petromyzon ähnlich wie bei den Anuren im Bereich des siebenten Kopfsegments, während dasselbe Organ bei den Selachiern (Van Wijhe) unter dem hinteren Theile des vierten primitiven Urwirbels gelegen ist. Bei den Haifischen entstehen die ersten sechs Kiemenspalten*

mit annähernd gleichen Abständen ungefähr ventral von den letzten acht Kopfsomiten; bei Petromyzon dagegen verbreiten sich die sieben Dauerkiemen eben so über den Abschnitt der drei letzten Myomeren des Kopfes und der neun ersten des Rumpfes, also annähernd über zwölf Körpersegmente. Dass man hier den primitiven Kiemenbogen keinen segmentalen Charakter zuschreiben kann, leuchtet ein, und wir müssen alle Versuche von vorn herein als gescheitert betrachten, welche dieses dennoch unter willkürlicher Annahme von entwicklungsgeschichtlich nicht nachgewiesenen Verschiebungen glaubhaft machen wollen.«
so ist darauf zu erwiedern, dass willkürliche Annahmen gewiss nicht gestattet sind. Aber wenn sich aus einer Reihe von thatsächlichen Verhältnissen der Schluss nicht umgehen lässt, dass in der That Verschiebungen stattgefunden haben, die bei *Myxine* sogar außerordentliche Proportionen angenommen haben, so wird umgekehrt die These, dass die Branchiomerie von der Mesomerie ursprünglich unabhängig vor sich gegangen sei, zurückgewiesen und neue, stärkere Argumente schaffen müssen, um sich behaupten zu können — ob mit Erfolg, möchte ich allerdings bezweifeln.

Wie bedenklich aber alle diese Erörterungen sind, ehe nicht einigermaßen die factischen Descendenzverhältnisse der Wirbelthiere nachgewiesen sind, das muss nachgerade Jedem einleuchten. In einem anderen Aufsatz macht Dr. AHLBORN den Versuch, die Epiphyse als »Rudiment einer unpaaren Augenanlage anzusehen« und stützt diese Vermuthung unter Anderem auch auf die Analogien der mit den Augenblasen übereinstimmenden Entstehung der Epiphyse durch eine hohle Ausstülpung der Hirnwand, und ihren Zusammenhang mit der sog. Nervenleiste. Auf welchem Boden diese Hypothese erwachsen ist, deutet die etwas schüchterne Vergleichung mit dem unpaaren Auge der Tunicaten und des vermeintlichen Augenfleckes des *Amphioxus* an. Da aber Dr. AHLBORN nicht ganz abgeneigt ist, den wirklichen Opticus der Vertebraten »noch etwas näher an die übrigen sensiblen Nerven (scil. Trigeminus, Acusticus, Vagus etc.) heranzubringen« (l. c. p. 328), diese selbst aber »nach ihrer morphologischen und physiologischen Bedeutung und mit Rücksicht auf den secundären Charakter der Neuromerie nicht mehr mit segmentalen Spinalnerven vergleichen will«, so lehnt Schreiber dieser Zeilen noch einmal die in der oben wiedergegebenen Anmerkung dargelegte Auffassung ab, als stünde er in diesen Fragen mit Dr. AHLBORN auf gleichem Anschauungs-Boden und könnten die von ihm erarbeiteten Resultate anders als gelegentlich in Übereinstimmung mit Dr. AHLBORN's Auffassungen stehen.

Erklärung der Abbildungen.

Die Tafeln für die »Studien« I—VI hatte ich selbst gezeichnet, allein der große Umfang der begonnenen Arbeit ließ bald in mir den Wunsch aufkommen, in der Herstellung der zahlreichen Abbildungen von fremder und zugleich geübterer Hand Unterstützung zu finden.

Dr. Eduard Meyer aus St. Petersburg, jetzt Assistent an der zoologischen Station, hat mir seine sehr geschickte Hand zur Verfügung gestellt, wofür nicht nur ich selber, sondern wahrscheinlich alle Leser der »Studien« ihm aufrichtigen Dank zollen werden.

Die Figg. auf Tafel 1—4, und Figg. 17 auf Taf. 7 sind aus Schnitten componirt worden.

Tafel 1.

Die Tafel enthält die untere und obere Hälfte eines Embryo von *Pristiurus*, und soll dazu dienen, die Dispositionen der Kiemengefäße, Arterien sowohl wie Venen, in demjenigen Stadium zu zeigen, in welchem die ursprünglichen Beziehungen der Kiemenarterie zu den Aortenbogen noch bestehen.

Fig. 1*a*. Ventrale Hälfte.

Hz. Herz. *Con.art.* Conus arteriosus, von welchem die Kiemenarterien ausgehen. *Hyoid-Art.* ist die Hyoid-Arterie, vor der noch die kleinere *Art.thyr.mand.* Arteria thyreoidea mandibularis abgeht. *Spr.Art.* ist die Spritzloch-Arterie (Arteria spiracularis), welche aus dem Zusammenstrom der Venen-Commissur (*Comm.*) des Hyoidbogens und der Arteria thyreoidea ihr Blut empfängt, um es dann in ihrer Vene gegen Gehirn und Auge weiter zu schicken. Die vorderen und hinteren Venen jedes Visceralbogens zeigen dicht vor dem Schnitt die sie verbindende Quercommissur. *Thyr.* ist die noch ganz kleine Glandula thyreoidea; *Md.* der Mund, der noch weit offen steht; *Hypoph.* ist das vordere Stück der durchschnittenen Hypophyse; *Opt.* der noch sehr massive Opticus mit *Choroid.* Choroidea, *Ret.* Retina, *L.* Linse, *Corn.* Cornea.

Fig. 1*b*. Dorsale Hälfte.

Ao. Aorta, in welche sich *Ao.B. 1—5* die fünf Aortenbogen ergießen. Die Vene des Hyoidbogens bildet *Ao.B. 1* den ersten Aortenbogen, zugleich aber die *Car.post.* Carotis posterior, welche unter der *Hyp.* Hypophyse mit der der anderen Seite verschmilzt, eine Strecke lang als unpaares Gefäß verläuft, um dann einen Verbindungsast der *Car.int.ant.* Carotis interna anterior, welche als Vene aus der Spritzlocharterie hervorgeht, in sich aufzunehmen.

NB. Auf den Zeichnungen sind die kleineren Kiemengefäße, besonders die aus den Arterien hervorgehenden Kiemenblattgefäße, durch deren Zusammenstrom die vorderen und hinteren Kiemenvenen gebildet werden. weggelassen, um nicht durch allzuviel Detail die Übersicht zu erschweren. Für das Verständnis des Ganzen wird es gut sein, nachzulesen, was in Studie IV unter 1. die Entstehung

und Differenzirung der Kiemenbogengefäße (Mitth. a. d. Zool. Station IV. p. 115 ff.) gesagt ist.

Fig. 2*a* u. 2*b*. Combinirte Sagittalschnitte durch einen *Torpedo*-Embryo, um die gegenseitigen Lagerungsbeziehungen der Blutgefäße und Knorpel des Hyoidbogens und der Kiefer zu zeigen.

Buchstabenbezeichnung wie oben. *Md.* Mandibel. *Mx.* Maxille. *Hyom.* Hyomandibulare. *Hy.d.* dorsales Stück, *Hy.v.* ventrales Stück des Hyoid. *Comm.* die beide scheidende Commissur der hinteren Hyoidvene, aus welcher durch Zusammenfluss mit der *Art.thyr.mand.* die Spritzlocharterie ihr Blut empfängt. *N.vag.* Vagus, *N.gl.ph.* Nerv. glossopharyngeus, *N.fac.* Nerv. facialis, *N.trig.* Nerv. trigeminus, *M.lev.* Hebemuskel, *M.add.* Adductores arcuum, *Na.* Nase.

Tafel 2.

Fig. 3. Seitenansicht des auf Taf. 1 in ventraler und dorsaler Hälfte dargestellten Stadium eines *Pristiurus*-Embryo.

Buchstabenbezeichnung wie auf Taf. 1. Hinzugekommen sind *Na.* Nase, *Ohrbl.* Ohrblase, *Epiph.* Epiphyse, *Oesoph.* Oesophagus, *Chorda* Chorda dorsalis.

Fig. 3*a*. Dieselbe Seitenansicht eines weiter entwickelten Embryo von *Scyllium canicula.*

Buchstabenbezeichnung wie oben. *Md.* Mund. Es ist zu bemerken, dass auf diesem Stadium die ursprüngliche Verbindung der Kiemenarterien mit den Aortenbogen bereits aufgehört hat zu bestehen, und dass letztere durch Zusammenfließen je einer hinteren und vorderen Kiemenvene auf einander folgender Bogen gebildet werden.

Fig. 4. Schnitt durch die Kieferknorpel und den Adductor mandibulae eines weiter entwickelten *Mustelus*-Embryo. *Md.* Mandibel. *Mx.* Maxille. *Add.* Musc. adductor mandibulae. *f.* Fascie.

Fig. 5. Vier combinirte Sagittalschnitte durch einen *Pristiurus*-Embryo vom Stadium wie Fig. 3, um die Anlage der Knorpel des Hyoidbogens und des Spritzlochknorpels zu zeigen.

Spr.Kn. Spritzlochknorpel, *Hyom.* + *Hy.* Hyomandibulare + dorsale Hyoidknorpel, *Hy* ventrales Stück des Hyoidknorpels.

Tafel 3.

Fig. 6*a*—*d*. Sagittalschnitte durch einen etwas älteren *Torpedo*-Embryo, welcher dieselben Bildungen darstellt, die auf Fig. 2 der obigen Tafeln gezeigt wurden. Die Schnitte sollen dazu dienen, die Selbständigkeit des Hyomandibulare zu veranschaulichen. Die Schnitte folgen nicht unmittelbar auf einander, es sind immer mehrere dazwischen liegende nicht abgebildet worden. Entscheidend als Beweis ist die *Comm.* auf Fig. 6*b*, welche den dorsalen und ventralen Theil des Hyoid trennt, *Hy.d.* und *Hy.v.* Auf Fig. 6*d* sieht man die von beiden Theilen des Hyoid abgehenden, durchschnittenen Kiemenstrahlen (*Dorsale u. ventrale Knorp.Strahl.*). Buchstabenbezeichnung wie oben.

Tafel 4.

Fig. 7*a*—*k*. Querschnitte durch ein frühes Stadium eines *Torpedo*-Embryo, um den Verlauf der Pseudobranchialrinne, d. h. des ventralen, entodermalen Theils

der Spritzlochspalte und ihre Lagerungsbeziehungen zur Thyreoidea zu zeigen. Die Schnitte beginnen auf der Höhe des Opticus und gehen bis hinter die Thyreoidea.

Buchstabenbezeichnung: *Mdl.* Medullarrohr. *Md.* Mundspalte. *K.H.* Kieferkopfhöhle. *Gl.fac.* Ganglion des N. facialis. *Spr.Art.* Spritzlocharterie. *Spr.* Spritzloch. *K.Sp. I u. II* erste und zweite Kiemenspalte. *Pseud.R.* Pseudobranchialrinne. *Ao.B.* Aortenbogen. *Ohrbl.* Ohrblase. *Gl.ac.* Ganglion des Acusticus. *Hy.H.* Hyoidkopfhöhle. *N.gl.ph.* Nerv. glosso-pharyngeus. *Thyreoid.* Glandula thyreoidea. *Con.art.* Conus arteriosus. *Pericard.* Pericardium, in welches die Kopfhöhlen ventral zusammenfließen.

Fig. 8. Conus arteriosus und Kiemenarterien eines *Torpedo*-Embryo. Bei diesem Embryo ist die Arteria thyreoidea-mandibularis deutlich ausgebildet, bei anderen derselben Art fehlt sie oder wird durch wandungslose Lacunen repräsentirt.

Tafel 5.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch einen eben ausgeschlüpften *Ammocoetes*.
Fig. 10. - - - etwas älteren -
Fig. 11. - - - noch älteren -

Buchstabenbezeichnung wie oben. *Stomod.* Stomodaeum. *Diaphr.* die Diaphragmen, welche sich zwischen Darm und Thyreoidea einschieben. *1—8.* Kiemenspalten, deren erste *Pseudobr.* der Pseudobranchie, d. h. dem Spritzloch entspricht.

Man erkennt auf Fig. 9, dass das vordere Diaphragma die ursprüngliche Übereinanderlagerung der Pseudobranchie zu stören beginnt, und durch das auf Fig. 10 dargestellte weitere Wachsthum die Verbindung der Thyreoidea mit dem Darm zwischen die 3. und 4. Kiemenspalte schiebt. Der ursprüngliche Zusammenhang der Pseudobranchie mit der Thyreoidea bleibt aber erhalten durch die Pseudobranchialrinne, welche auf den folgenden Querschnitten dargestellt ist.

Fig. 12 *a—m*. Querschnitte durch die vorderen Partien einer *Ammocoetes*-Larve von 6 Tagen.

Buchstabenbezeichnung. *Urw.M.* Urwirbelmusculatur. *Ventr.M.* Ventrale Partie derselben. *Ps.br.* Pseudobranchialrinne. *Ao.* Aorta. *K.Unt.* Kiel der Unterlippe. *Vel.* Velum. *Spr.Art.* Spritzlocharterie (= Pseudobranchialarterie). *Ohrbl.* Ohrblase. *Thyreoid.* Glandula thyreoidea. *Ausfg.Thyr.* Durchschnitt durch den Ausführungsgang derselben. *Kie.Art.* In zwei seitliche Äste gespaltener Conus arteriosus.

Fig. 13 *a—h*. Querschnitte durch dieselben Bezirke einer etwas älteren *Ammocoetes*-Larve.

Man erkennt daran die histologische Differenzirung der Thyreoidea mit ihrer Decklamelle, Drüsenlamelle, Flimmer- und Drüsenzellenabschnitten der letzteren. Vgl. Taf. 8.

Fig. 14. Ein Querschnitt durch *Amphioxus*, um die Lagerung der Thyreoidea (Hypobranchialrinne) zu zeigen. (Dieser Schnitt ist hier eingeschaltet worden, um eine besondere Tafel zu ersparen.)

Fig. 15 *a* gehört zur folgenden Tafel.

Tafel 6.

Fig. 15 *b—m*. Querschnitte durch eine noch ältere Larve des *Ammocoetes* (hierzu Fig. 15 *a* auf Taf. 5).

Fig. 16*a*—*k*. Querschnitte durch eine Larve von *Ammocoetes* von noch zwei weiteren Tagen.

Beide Schnittserien veranschaulichen die allmähliche Differenzirung der Thyreoidea. Eine besondere Erläuterung bedarf nur der letzte Schnitt 16*k*. Derselbe ist so geführt, dass er das hintere, spiralförmig nach oben umgebogene Ende der Thyreoidea trifft, und daher zweimal durch die unteren Drüsen- und Flimmerzellabschnitte der Drüsenlamelle trifft.

Tafel 7.

Fig. 17. Medianer Sagittalschnitt durch den vorderen Theil eines 10 Tage alten *Ammocoetes*, um die gegenseitige Lagerung der Thyreoidea, der Pseudobranchialrinne und des gesammten Kiemenapparates zu zeigen.

Ob.L. Oberlippe. *Unt.L.* Unterlippe. *K. Unt.L.* Kiel der Unterlippe. *M.T.* Mundtentakel. *Vel.* Velum. *Spr.Art.* Spritzloch oder Pseudobranchialarterie. *Ps.br.R.* Pseudobranchialrinne. *Thyr.* Glandula thyreoidea. *K.B.* Kiemenbogenknorpel. *Vent.B.* Ventrale Verbindungsstücke dieser Bogen. *Äu.Sp.* Äußere Kiemenspaltenöffnungen. *Con.art.* Conus arteriosus. *Hz.* Herz. *Oeso.* Oesophagus. *Ni.* Nierencanäle. *Ch.* Chorda. *Urw.M.* Urwirbelmusculatur. *Sp.Gl.* Spinalganglien. *Ao.* Aorta. *Ohrbl.* Ohrblase. *Au.* Auge. *Epi.* Epiphyse. *Na.* Nasengrube. *Hyp.* Hypophyse = Nasengang.

Fig. 17*a*. Halberwachsene *Ciona intestinalis*. Medianer Durchschnitt. Die Abbildung zeigt die gegenseitige Lagerung der Hypobranchialrinne (*Endost.*) und der Pseudobranchialrinne (*Ps.Br.R.*) an.

Fig. 17*b*. Medianer Durchschnitt durch eine *Salpa maxima*, um daran gleichfalls die Lagerung der Hypobranchialrinne und Pseudobranchialrinne zu zeigen.

Tafel 8.

Fig. 18—22. Querschnitte durch die Thyreoidea verschieden alter Stadien von *Ammocoetes*.

Fig. 18. Schnitt durch ein frühestes Stadium = Taf. 5 Fig. 9. Die Zellen der Darmwand und der Thyreoidea-Ausstülpung sind noch völlig identisch und mit Dotterblättchen dicht erfüllt. (Zeiss Oc. II. D.)

Fig. 19 zeigt bei *Ps.br.* die Pseudobranchialrinne. Die Thyreoidea ist abgeschnürt vom Darm durch das horizontale Bindegewebsdiaphragma, über welchem die primären Äste der Kiemenarterie liegen. Auch ist sie vertical geschieden, und die Decklamelle (*D.L.*) umgiebt ein inneres Lumen, in welches die Drüsenlamelle (*Dr.L.*) durch eine secundäre Einstülpung hineingewölbt ist und in ihrer äußeren concaven Höhlung eine kleine Arterie führt, welche höchst wahrscheinlich der Arteria thyreoidea mandibularis homolog ist. (Oc. II. D.)

Fig. 20 zeigt einen Schnitt, der gerade durch die Mündung der Thyreoidea geführt ist. Die mediane verticale Scheidung ragt nur bis zur Hälfte der Gesammthöhe, die Drüsenlamelle beginnt sich in Drüsenzell- (*Dr.Z.*) und Flimmerzell- (*Fl.Z.*) Abschnitte zu differenziren. Die beginnenden Drüsenzellabschnitte sind mit *Dr.Z. 2*, die bereits ausgebildeten mit *Dr.Z. 1* bezeichnet. (Oc. II. D.)

Fig. 21 zeigt einen Schnitt durch den vor der Mündung liegenden Theil der Thy-

reoidea. Die histologische Ausbildung der einzelnen Theile ist weiter fortgeschritten. (Oc. 2. D.)

Fig. 22. Schnitt durch den hinter der Mündung liegenden Theil der Thyreoidea eines 30 mm langen *Ammocoetes*. Die Drüsenzellabschnitte zeigen eine Cuticularleiste bei *M.*, wo sie zwischen Flimmerzellabschnitten münden. Die Leiste zeigt eine große Zahl feinster Öffnungen, durch welche wahrscheinlich das Secret der Drüsenzellen austritt. (Oc. 2. D.)

Fig. 23. Querschnitt durch die Thyreoidea (Hypobranchialrinne) des *Amphioxus*. *Dr.Z.* Drüsenzellen. *K.* Kiemenstück. *K.St.* Kiemenstab.

Fig. 24. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Salpa maxima africana (s. solitaria)*.

Fig. 25. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Salpa Tilesii (catena)*.

Fig. 26. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Salpa bicaudata (solitaria)*. (Noch unausgewachsen, daher auch die einzelnen Abschnitte nicht vollständig histologisch differenzirt.)

Fig. 27. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Ciona intestinalis*.

Fig. 28. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Salpa fusiformis (catena)*.

Fig. 29. Querschnitt durch den Endostyl (Hypobranchialrinne) von *Salpa bicaudata (catena)*.

Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 18—22.